ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 66
2
ФЕВРАЛЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 66 (1981) № 2

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), И. Д. Романов, Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), I. D. Romanov, T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. И. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. M. Sytnik, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. М. Алымова*, *А. Х. Салтанаева* и *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 11.11.80. Подписано к печати 21.01.81. М-19920. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $10^{1}/_{8}+8$ вкл. (1 печ. л.) =
= 15.57 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 18.55. Тираж 2833. Тип. зак. 1947.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

БОТАНИКИ СССР — XXVI СЪЕЗДУ КПСС

BOTANIST OF THE USSR TOWARDS THE XXVIth CONGRESS OF THE UNION KOMMUNIST PARTY

В проекте ЦК КПСС к XXVI съезду партии «Основные направления экономического и социального развития СССР на 1981—1985 годы и на период до 1990 года» отмечен большой вклад советской науки в истекшем пятилетии в решение задач хозяйственного строительства советского государства.

Ботаники, как и все ученые страны, встречают XXVI съезд КПСС крупными достижениями. Об этом убедительно свидетельствуют итоги ботанических исследований, осуществленных в десятой пятилетке. Главные из них заключаются в дальнейшей разработке проблемы анализа состояния и прогноза растительных ресурсов Советского Союза с целью их более рационального использования, а также научных основ, методов и принципов более эффективного их выявления и оценки.

Особую актуальность в свете экологических проблем имеют итоги ботанических исследований по разработке вопросов охраны растительного компонента биосферы, прогнозу изменений растительности страны под воздействием хозяйственной деятельности человека в местах наиболее интенсивного освоения. Тем самым создавались основы теории рационального природопользования, решения вопросов воспроизводства растительных ресурсов Советского Союза, сохранения и обогащения генофонда его растительного мира.

Не менее значимыми оказались результаты изучения структурно-функциональной организации растений в их онтогенезе и выработка методов оптимизации их жизнедеятельности с целью наиболее полного удовлетворения материальных и духовных потребностей человека.

Как отметил Генеральный секретарь ЦК КПСС, Председатель Президиума Верховного Совета СССР Л. И. Брежнев в докладе на октябрьском (1980 г.) Пленуме ЦК КПСС «О проектах государственного плана экономического и социального развития СССР и государственного бюджета СССР на 1981 год»: «Исходная база проекта плана — это, естественно, итоги десятой пятилетки».[1] Советские ботаники могут с удовлетворением отметить, что их работами последних пяти лет заложены важные предпосылки для успешного решения задач, поставленных перед учеными страны в 1981—1985 гг. и на период до 1990 г. Среди таких задач главные для ботаников — обеспечение рационального и экономного использования природных растительных ресурсов как одно из решающих и наиболее действенных способов приумножения национального богатства страны; повышение эффективности мероприятий в области охраны растительного мира; продолжение формирования научно обоснованной сети заповедных территорий и национальных парков и проведения на их базе изучения природных систем и объектов с целью выработки рекомендаций по рациональному использованию природных ресурсов конкретных природных зон страны; развитие работы по созданию и совершенствованию системы кадастров раститель-

---

[1] Правда, 1980, 22 октября.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1981 г.

ных ресурсов в целях совершенствования государственного управления природопользованием и охраной окружающей среды.

На фоне крупных достижений фундаментальных исследований особенно остро стоит задача организации планомерного практического освоения завоеваний ботанической науки. Особая роль в этом, как подчеркивает Л. И. Брежнев, должна принадлежать широкому использованию метода целевых программ: «Каждая такая программа должна представлять собой обоснованный, опирающийся на точные расчеты план мероприятий, нацеленных на конечный результат, на полное решение той или иной проблемы. Важно, чтобы в программе были определены этапы и очередность решаемых задач. И, конечно, надо иметь систему управления программой, четко устанавливающую личную ответственность за каждый участок работы и дающую необходимые права. Без этого программа — не программа, а сумма добрых пожеланий».[2]

Для решения сложных и ответственных задач, стоящих перед советскими ботаниками в новой пятилетке, необходимо вскрыть и использовать все резервы повышения эффективности и качества научной работы, поднимать теоретический уровень исследований, соблюдать сроки выполнения плановых заданий, ускорять практическое использование результатов научных исследований. Особое значение в связи с этим имеет проведение мероприятий, предусмотренных постановлениями ЦК КПСС и Совета Министров СССР, по обеспечению дальнейшего совершенствования планирования научно-исследовательских работ, порядка их финансирования и материально-технического обеспечения, надлежит добиваться более тесной увязки перспективного и текущего научного планирования, проблемных и тематических планов. Здесь большая роль принадлежит Научным советам по проблемам ботаники, Всесоюзному ботаническому обществу — широкому вневедомственному объединению ботаников Советского Союза.

Встречая XXVI съезд КПСС, советские ботаники считают делом чести активно содействовать дальнейшему научно-техническому прогрессу на благо советского народа, во имя великого дела коммунизма.

---

[2] Там же.

ТОМ 66 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1981, № 2

УДК 581.2

М. Я. Школьник

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ ТЕРАТОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ У РАСТЕНИЙ

M. YA. SHKOLNIK. PHYSIOLOGICAL GROUNDS OF TERATOLOGICAL CHANGES IN PLANTS

Сообщается о влиянии различных внешних факторов на появление тератологических изменений у растений. Особое внимание уделяется формативным изменениям, встречающимся у растений в биогеохимических провинциях с недостатком и избытком микроэлементов.

Обосновывается положение, согласно которому тератологические изменения вызываются синтезом модифицированных белков, ведущих к нарушению нормального хода митозов, сопровождающих заложение и развитие органов. Приводятся доказательства в пользу того, что под влиянием тератогенов у растений накапливаются ингибиторы фенольной природы и хиноны и уменьшается содержание стимуляторов, т. е. происходит нарушение баланса стимуляторов и ингибиторов роста в пользу последних, что и обусловливает синтез белков, не свойственных данному виду.

Тератогенез и его значение для формо- и видообразования растений давно привлекают внимание ботаников (Тахтаджян, 1954). В работе Ал. А. Федорова (1958) приведено огромное количество фактов, накопленных в области тератологии растений и свидетельствующих о том, что аномальные отклонения в строении растительных организмов, рассматриваемые в сравнительно-морфологическом аспекте, не только помогают понять возникновение тех или иных структурных особенностей в процессе эволюции, но также представляют значительный интерес для филогенетических построений. По его мнению, особо интересны крайние варианты изменчивости, которым придают значение при решении вопросов видообразования.

Большое развитие получили работы по экспериментальной тератологии. В наиболее ранних исследованиях (Haskins, Moore, 1935; Рыжков, 1936; Laibach, Mai, 1936; Холодный и др., 1944; Bogdansky, 1950; Emberger, 1951; Chouard, 1952, и др.) было показано влияние ионизирующей радиации, ультразвука, высокой температуры, гиббереллинов и ауксинов, вирусов, механических повреждений, грибных заболеваний и других факторов на появление тератологических изменений. На основе этих данных Heslop-Harrison (1952) делит причины тератологических изменений на 3 группы: 1) аномальности роста, имеющие субпатологический характер; 2) аномальности роста, связанные с гормональной системой; 3) аномальности органогенеза, обусловленные генетическим механизмом или внешними факторами.

Позже появилось много других данных по экспериментальной тератологии. Так, было показано влияние еще целого ряда внешних факторов на появление тератоморфных изменений: различной интенсивности света, отрицательных, высоких и переменных температур, фотопериодизма, гербицидов, засоления, избытка азота, недостатка и избытка ряда микроэлементов — бора, цинка, меди, никеля и др., аналогов азотистых оснований нуклеиновых кислот, аналогов аминокислот и др.

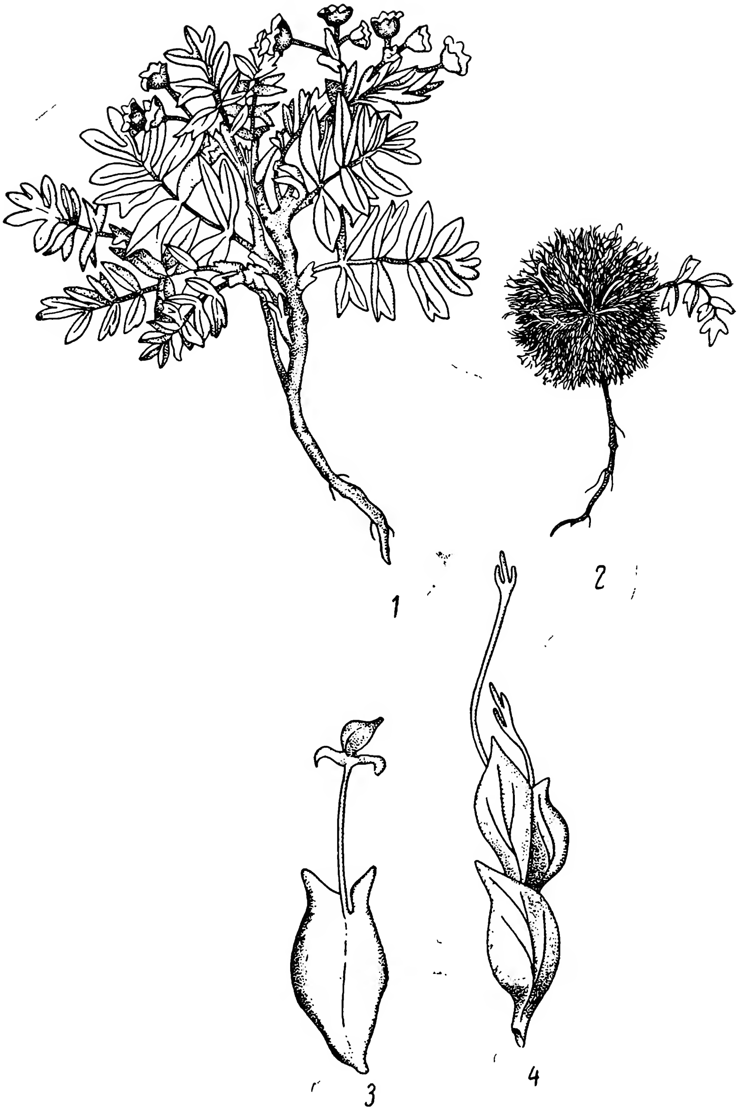


Рис. 1. Тератологические изменения у *Potentilla bifurca*, вызванные избытком меди.

1 — нормальная форма; *2—4* — измененная форма : *2* — общий вид, *3* — недоразвитый лист, *4* — укороченный побег (*3* и *4* — увел. в 3.5 раза) (по: Петрунина, 1970).

Большой интерес представляют тератологические изменения, встречающиеся у растений в биогеохимических провинциях на почвах с недостатком и избытком микроэлементов (Сторожева, 1954; Малашкина, 1960; Петрунина, 1968, 1970; Школьник, 1970; Ковальский, 1974, и др.).

Приведем в качестве примера тератологических изменений при обогащении почв микроэлементами в биогеохимических провинциях обнаруженные Н. С. Петруниной (1970) поразительные тератологические изменения у *Potentilla bifurca*, произрастающей на минерализованных почвах, с повышенным содержанием меди. Растения приобретали форму плотных шаровидных подушек, развивая массу укороченных, недоразвитых побегов с красноватыми ювенильными листьями (рис. 1).

Другим примером могут служить факты, полученные Н. С. Малашкиной (1960). В ее работе приводятся данные об измененной форме *Papaver macrostomum*, обнаруженной в районе сел. Аткыз в Южной Армении на почвах, обогащенных свинцом и цинком. Изменчивость проявляется в цветке: нормальный цветок данного вида имеет 4 лепестка с цельными ровными краями, измененные же цветки обладают лепестками с рассеченными лопастными краями (рис. 2). Число лопастей варьирует от 1 до 5—6. Сильно варьирует и степень рассеченности: встречались формы, у которых рассечение лепестков доходило до основания, что приводило к махровости.

Имеются данные о действии антропогенного загрязнения среды высокими концентрациями микроэлементов на появление тератологических изменений. Такие факты известны в отношении ртути (Macfarlane, Messing, 1953), фтора (Pack, 1972) и кадмия (Imai, Siegel, 1973).

Высокие концентрации тяжелых металлов вызывают аномалии не только в морфологическом строении растений, но и в анатомической структуре (рис. 3 — см. вклейку). Недостаток определенных микроэлементов может привести к тому, что не формируются некоторые органы. У винограда при борном дефиците не образуются соцветия, у пшеницы — пестики (Schropp, Arenz, 1938) и пыльники (Школьник, Соловьева-Троицкая, 1962). При дефиците микроэлементов большие аномалии наблюдаются также в ультраструктуре клеточных органелл. Недостаток магния и марганца ведет к распаду рибосом, недостаток бора — к распаду полисом. При недостатке железа, марганца, бора, цинка и меди отмечены нарушения в ламеллярно-гранулярной структуре хлоропластов (Possingham et al., 1964, и др.) (рис. 4 — см. вклейку). При недостатке марганца нарушается структура митохондрий. При борном голодании исчезают пероксисомы и нарушается структура клеточных стенок и ядрышка (Алексеева, 1971).

Тераты, возникающие при недостатке или избытке микроэлементов, проявляются в виде махровости цветков, различного рода фасциаций, пролификаций и др. Эти аномалии, согласно Федорову (1958), должны быть приняты во внимание при изучении изменчивости растений; они имеют то или иное формообразовательное значение.

О физиологических причинах тератологических изменений у растений до 60-х гг. XX в. почти ничего не было известно. Вот что писалось в то время в статье «Тератология» в Большой советской энциклопедии (2-е изд., 1956 : 41): «Причинами возникновения уродств большинство ученых считает нарушение в притоке пластических веществ, раздражение, вызываемое паразитами, грибные и вирусные заболевания, травматические воздействия, изменение условий внешней среды; изменение длины дня и ночи, интенсивности освещения и многие другие. Нередко причины уродств не поддаются объяснению».

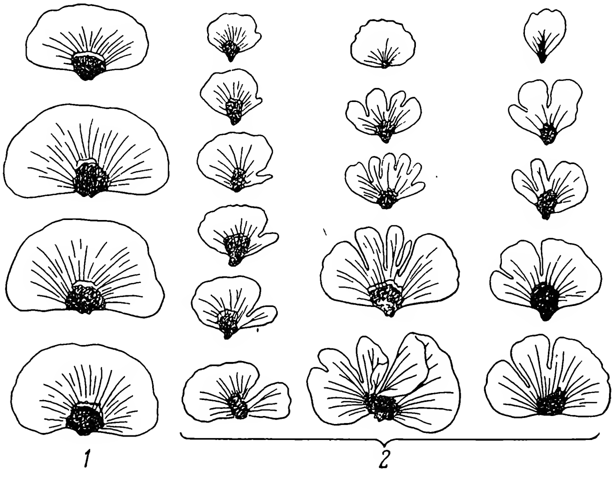


Рис. 2. Лепестки венчика цветка у *Papaver macrostomum*.

1 — нормальные лепестки венчика; *2* — различная степень изменчивости лепестков венчиков у мака, произрастающего над рудным месторождением (по: Малашкина, 1960).

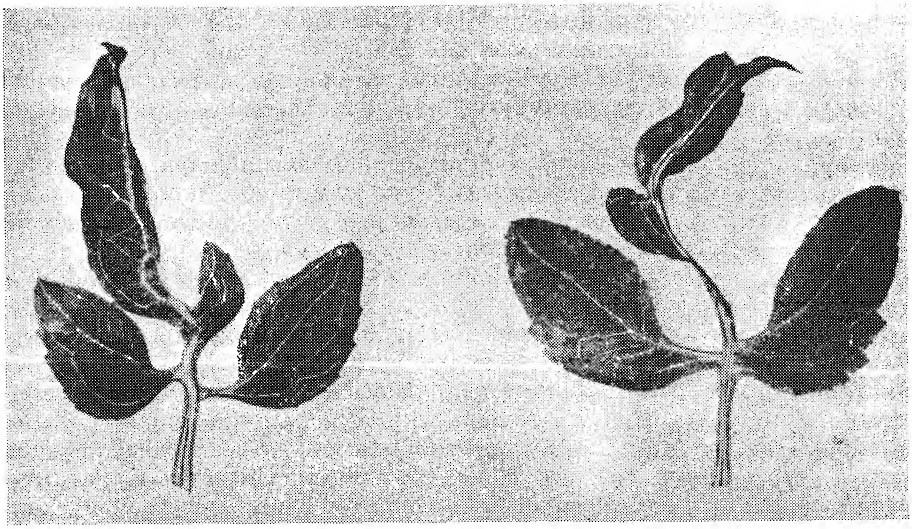


Рис. 5. Рассеченность листовой пластинки у бордефицитных растений подсолнечника (по: Школьник, Маевская, 1960).

Мы начали систематическое изучение физиологических причин тератологических изменений у растений с конца 50-х гг. (Школьник, Маевская, 1960; Школьник и др., 1964, и др.). При кратковременном лишении растений бора были обнаружены разнообразные тератологические изменения вегетативных органов у подсолнечника и томатов: рассеченность листьев (рис. 5) и мн. др.

В построении рабочей гипотезы, которая могла быть положена в основу поисков механизмов тератологических изменений у растений, важную роль сыграли данные морфологии, цитологии и биохимии растений. В литературе имелись многочисленные доказательства в пользу того, что многообразные тератологические модификации у растений являются результатом нарушения нормального хода митозов в верхушечных меристемах, сопровождающих заложение и развитие органов. Это было хорошо обосновано М. Ф. Даниловой (1961) в отношении фасциаций. Вместе с тем имеется много данных о нарушениях в клеточном делении под влиянием различных тератогенов: гидразида малеиновой кислоты (ГМК), 2,4-Д (Darlington, Leish, 1951; Лобов и др., 1969, и др.), избытка никеля и хрома и недостатка бора (Смирнов, Школьник, 1978), ИУК (Араратян, 1970), аналогов азотистых оснований нуклеиновых кислот (Hotta, Osawa, 1958; Heslop-Harrison, 1962) и др.

Такая точка зрения подтверждается и тем, что полиплоиды и тератологические изменения у растений вызываются чаще всего одними и теми же факторами, которые нарушают нормальное деление клеток. Это хорошо было показано в опытах с колхицином еще П. И. Герасимовым, первым экспериментально получившим полиплоиды.

Таким образом, можно считать, что нарушение наследственно обусловленного хода клеточных делений в соответствующих меристематических тканях влечет за собой нарушение нормального хода формообразовательных процессов и появление тератологических форм.

Получены многочисленные данные о влиянии тератогенных агентов на хромосомный аппарат клетки. Обнаружены хромосомные аберрации, возникающие под действием многих тератогенов: высоких концентраций бора (Matter, Turian, 1961), высоких температур, ауксинов, ГМК, недостатка бора и избытка никеля и хрома.

В чем же заключаются причины нарушений в делении клеток, которые вызываются различными тератогенами? Нахождение этих причин дало бы возможность объяснить физиологические механизмы тератологических изменений, так как в основе этих нарушений — аномалии в клеточном делении у растений.

Выяснению физиологических механизмов, лежащих в основе тератологических изменений, помогло появление трех работ, содержащих данные о влиянии аналогов оснований нуклеиновых кислот и аминокислот на образование тератологических изменений (Hotta, Osawa, 1958; Hotta et al., 1959; Heslop-Harrison, 1962). J. Hotta и S. Osawa работали с заростком папоротника *Dryopteris erythrosorum*. Цикл развития гаметофита приведен на рис. 6. В условиях опыта спора, помещенная в питательную среду, на 7-й день делилась, до 7-й клеточной стадии деление клеток шло в одном направлении, т. е. наблюдали линейный рост, в результате чего образовывалась нить. К 25-му дню линейный рост сменился ростом в двух направлениях (рис. 6), в результате которого образовалась пластинка. Зная, что дифференциация клеток и тканей связана с синтезом белка, авторы решили проследить за изменением содержания белка в заростке в течение его развития (рис. 6). Ход кривой, изображенной на рис. 6, показывает, что если при линейном росте происходило слабое снижение содержания белка, то при переходе к росту в двух направлениях содержание белков резко возрастало. Введение в питательную среду аналогов аминокислот — этионина и метилтриптофана, так же как аналога оснований нуклеиновых кислот 8-азагуанина, не приводило к повышению содержания белка и переходу к двумерному росту. Замена аналогов аминокислот на метионин и триптофан, а азагуанина на гуанин устраняла ингибирование синтеза белка и вызвала рост в двух направлениях. Это хорошо видно на схеме, показывающей действие 8-азагуанина и гуанина (рис. 6).

Авторы приходят к предположению, что рост в двух направлениях может происходить только при синтезе определенных белков, формирование которых нарушается введением аналогов аминокислот и пуриновых оснований. В пользу этого говорят факты, полученные в другой работе этих авторов (Hotta et al., 1959). Были обнаружены изменения в нуклеотидном составе РНК при разном состоянии роста заростка *Dryopteris erythrosorum* и при введении 8-азагуанина.

Heslop-Harrison (1962), обработав листья конопли аналогом оснований нуклеиновых кислот — 2-тиоурацилом, получил целый ряд морфологических изменений. R. White (1966) выращивал *Morsilea vestita* и *M. drummondi* в стерильных культурах с добавлением аналога азотистых оснований 2-тиоурацила и 5-фторурацила. У молодых растений наблюдали замедление скорости образования листьев и перехода от ювенильных листьев к взрослым, развитие листьев со структурой, характерной для надземных форм. Взрослые водные формы при добавлении этих соединений приобретали признаки сухопутных форм. Авторы считают, что изменение формы связано с ингибированием синтеза белка.

М. Я. Школьник, Е. А. Троицкая и А. Н. Маевская (1965) с помощью аналога азотистых оснований нуклеиновых кислот — 8-азагуанина, ведущего к образованию неполноценных молекул нуклеиновых кислот, — воспроизвели в присутствии бора формативные изменения, характерные при борной недостаточности. На основании этого была высказана гипотеза (Школьник, 1966), согласно которой физиологической причиной тератологических изменений у растений является синтез модифицированных белков, ведущих к нарушению клеточного деления. Такой подход к объяснению причин нарушений клеточных делений мы встречаем и в более поздней работе В. Р. Ладонина и К. М. Свитцера (1967). Они считают, что нарушение процесса клеточного деления и в конечном итоге гибель растений можно объяснить передачей к местам синтеза белка неправильной генетической информации.

В пользу нашей гипотезы говорит следующий факт. Под влиянием вирусов, которые блокируют важнейшие звенья синтеза нуклеиновых

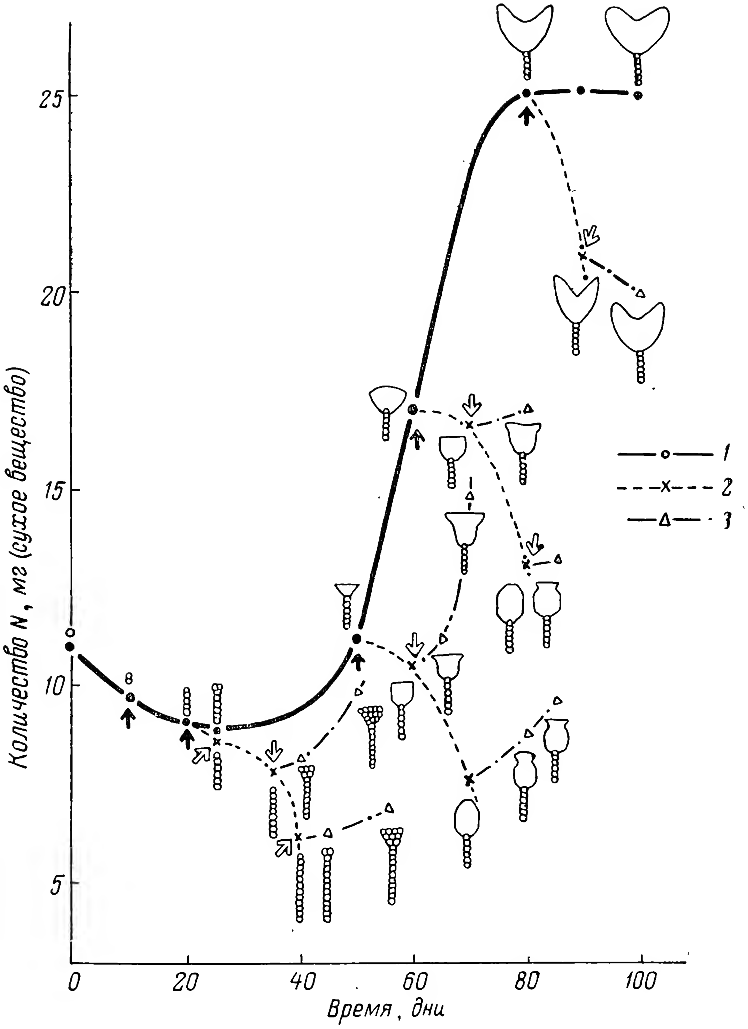


Рис. 6. Влияние 8-азагуанина и гуанина на дифференциацию заростка *Dryopteris erythrosorum* и содержание в нем белкового азота (в мг на сух. вещ.).

1 — белковый азот на 1 мг сух. вещ. контроля, 2 — белковый азот на 1 мг сух. вещ. при добавлении М/12 500 8-азагуанина; 3 — белковый азот при введении сначала 8-азагуанина, а потом гуанина. *Стрелками* указаны начальные точки (по: Hotta, Osawa, 1958).

кислот самой клетки и ведут к переключению процессов на синтез неестественных чужеродных для хозяина нуклеиновых кислот и белков, образуются тератологические изменения. В последние годы получены данные об образовании одного или двух новых белков под влиянием тератогена ГМК (Ракитин и др., 1978). Кроме того, Б. П. Строгонов, В. В. Кабанов и Н. М. Ракова (1970) обнаружили изменения фракционного состава гистонов под влиянием такого тератогенного агента, как засоление. Предполагается, что в этом случае происходит нарушение связи ДНК—гистон, т. е. диссоциация гистоновых комплексов, что должно вести к утрате клеткой способности контролировать генетический аппарат.

Известно, что аналоги азотистых оснований — 8-азагуанин, 2-тиоурацил и другие — являются искусственно синтезируемыми соединениями и в растениях не встречаются. Необходимо было найти существующие в растениях биохимические механизмы, которые, так же как и аналоги оснований нуклеиновых кислот и аналоги аминокислот, ведут под воздействием определенных факторов среды к синтезу модифицированных белков и в связи с этим — к тератологическим изменениям.

Сопоставляя ряд литературных данных, мы (Школьник и др., 1965; Школьник, 1966) первоначально высказали предположение, что одним из таких механизмов в растении может быть высокая активность рибонуклеазы, обнаруженная при борном дефиците (Школьник и др., 1964; Sherstnev, Rasumova, 1965), являющемся сильным тератогеном, а также под влиянием многих тератогенных агентов: недостатка цинка и избытка азота, гиббереллинов, засоления, рентгеновских лучей, вирусов, колхицина, поранения растений и др. Интерес к рибонуклеазе как возможному физиологическому механизму, вызывающему тератологические изменения, был вызван еще тем, что она ведет к распаду полисом, в которых идет биосинтез белка, к нарушению структуры ДНК и РНК и, как было показано на бактериях, к изменению нуклеотидного состава РНК; последнее обусловливает синтез модифицированных нуклеиновых кислот и белков. Известно, что рибонуклеаза способна, так же как аналоги оснований, вызывать деградацию РНК, особенно транспортной. Вместе с тем ограниченная деградация или изменение некоторых фракций РНК останавливают белковый синтез или вызывают изменения в свойствах образуемых белков (Шантрен, 1963).

Кроме того, имелись данные о том, что рибонуклеаза ведет к нарушению деления клеток и к деградированию ядрышка, ответственного за подготовку клетки к делению. Нарушения в ядрышке были обнаружены также под влиянием таких тератогенов, как борная кислота и высокая температура.

Возник вопрос, чем объяснить, что факторы, ведущие к тератологическим изменениям, вызывают повышение активности рибонуклеазы? Нами (Школьник, 1970) было высказано предположение, что высокая активность рибонуклеазы, наблюдавшаяся под влиянием борной недостаточности и других тератогенных агентов, связана с нарушениями в мембранном аппарате и переходом в связи с этим фермента из латентного в свободное — активное состояние. Такие же соображения были высказаны в отношении причин повышения активности рибонуклеазы под влиянием засухи (Kessler, Monselise, 1959) и в отношении такого тератогенного агента, как засоление (Строгонов и др., 1970). В работе B. Kessler и S. Monselise (1959) установлено, что при засухе происходят разрушение липопротеидной структуры и высвобождение рибонуклеазы. Возрастание активности рибонуклеазы, обнаруженное при механических разрывах эндоплазматического ретикулума (Dove, 1969), тоже может служить косвенным доказательством ее освобождения из структур клеточных мембран.

В наших работах (Школьник, Копмане, 1970; Алексеева, Школьник, 1971) и в работе Т. Мамедовой (1970) было обнаружено, что под влиянием тератогена — борной недостаточности — наблюдается снижение содержания целого ряда фосфолипидов, которые являются компонентами клеточных мембран, что может повести к нарушениям в функции последних. Можно было предполагать, что под действием тератогенных агентов нарушается обмен веществ и образуются какие-то продукты, которые ведут к нарушениям в мембранном аппарате и благодаря этому — к активации рибонуклеазы. Можно также допустить, что эти продукты сами вызывают нарушения в характере синтезируемых белков. Таким образом, были основания считать, что высокая активность рибонуклеазы — не первопричина появления тератологических изменений под влиянием тератогенных агентов, ею являются какие-то предполагаемые продукты ненормального обмена веществ. Каковы же эти продукты?

В связи с тем что при недостатке бора и цинка, являющихся сильными тератогенными агентами для двудольных растений, происходит накопление фенолов (Reed, Dufrenoy, 1942; Perkins, Aronoff, 1956; Школьник, Абышева, 1975, и др.), можно было предположить, что этими продуктами являются фенолы. Они или приводят к нарушениям в мембранном аппарате и благодаря этому к повышению активности рибонуклеазы и к синтезу модифицированных белков, или сами по себе способны влиять на характер синтезируемых белков. Этот факт мы положили в основу гипотезы (Школьник, 1974) о причинах появления тератологических модификаций под действием борной недостаточности.

Эта гипотеза была подкреплена работами (Glass, 1974; Glass, Dunlop, 1974), в которых была показана способность фенолов нарушать поступление ионов и снижать мембранный потенциал. В работе A. Glass и J. Dunlop (1974) было обнаружено, что уже через несколько секунд после обработки клеток салициловой кислотой их мембранный потенциал падает практически до нуля. Бензойная и коричная кислоты также ведут к сильному снижению мембранного потенциала. Авторы приходят к выводу о влиянии фенолов на проницаемость мембран для ионов. В. А. Барабой (1976) считает, что взаимодействие фенолов с белками клеточных мембран определяет их влияние на клеточную проницаемость. Изменение мембранного потенциала наблюдается не только под действием борной недостаточности, но и других тератогенных агентов: ГМК, поранения растений (Rooporitch et al., 1975, и др.).

Однако наибольшим основанием для предположения, что накопление фенолов является первопричиной тератологических изменений, вызываемых разными факторами, следует считать их способность нарушать биосинтез нуклеиновых кислот (Джохадзе, Папелишвили, 1976) и макромолекулярную структуру ДНК (Казакова, Чеботарь, 1969), что приводит к синтезу модифицированных белков, а также нарушение ими деления клеток (Франкфурт и др., 1963). Следует отметить также, что, по данным Р. Е. Крогулевич и А. И. Стома (1969), фенолы и хиноны ведут к нарушению структурной целостности хромосом, к появлению хромосомных аберраций, характерных для действия тератогенов. Согласно же Б. Н. Куликову, А. А. Езержи, М. И. Овчинниковой и А. И. Мочалкину (1970), обнаруженные ими под влиянием тератогена 2,4-Д хромосомные аберрации вызываются нарушением макромолекулярной структуры ДНК. Что фенолы могут являться первопричиной появления тератологических изменений, говорит и тот факт, что многие тератоморфные агенты (недостаток бора и цинка, засоление, высокие концентрации фтора, 2,4-Д и др.) усиливают пентозофосфатный путь окисления сахаров (Строгонов и др., 1970; Школьник, Ильинская, 1975, и др.), ведущий к накоплению фенолов, и повышают активность основного фермента биосинтеза фенолов — фенилаланинаммиак-лиазы (Школьник и др., 1980).

Недавно нами (Школьник и др., 1978) были получены экспериментальные доказательства, подтверждающие нашу гипотезу о том, что накопление фенолов является первопричиной появления разнообразных тератологических изменений под действием различных тератогенов. Удалось индуцировать появление разнообразных тератологических изменений при обработке семян подсолнечника фенолами и хинонами: гидрохиноном, пирокатехином, резорцином и *n*-бензохином концентрации 10^{-2} М. Растений с формативными изменениями, возникшими под действием гидрохинона, пирокатехина и резорцина, было 30% от общего числа, а под действием *n*-бензохинона — 44.5%.

Мы наблюдали те же тератологические изменения, что и при борной недостаточности, под влиянием высоких концентраций никеля, хрома, кобальта, бора, высоких концентраций ИУК и гербицидов: 2,4-Д и ГМК: асимметричность, ланцетовидность и деформация листовых пластинок, срастание, рассеченность листовых пластинок и появление двух листовых пластинок на одном черешке (рис. 7); нарушение филлотаксиса — очередное и мутовчатое (из 3 и 4 листьев) вместо супротивного (рис. 8). В варианте с гидрохиноном наблюдали срастание двух семядолей и появление на месте одной из них настоящего листа. В опыте с *n*-бензохиноном у семядолей всех опытных растений были обнаружены поразитель-

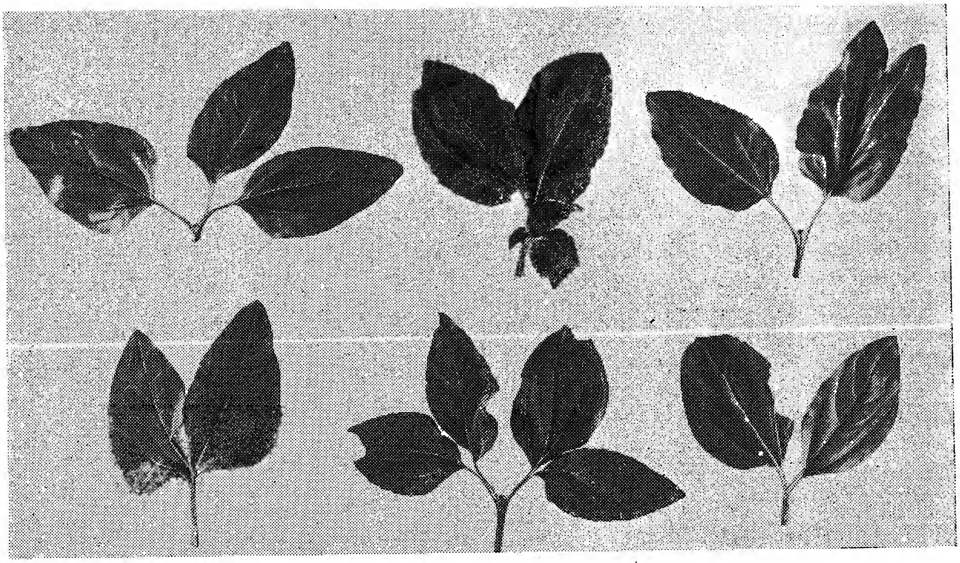


Рис. 7. Формативные изменения листовой пластинки у *Helianthus annuus*, индуцируемые фенолами. Появление двух листовых пластинок на одном черешке (по: Школьник и др., 1978).

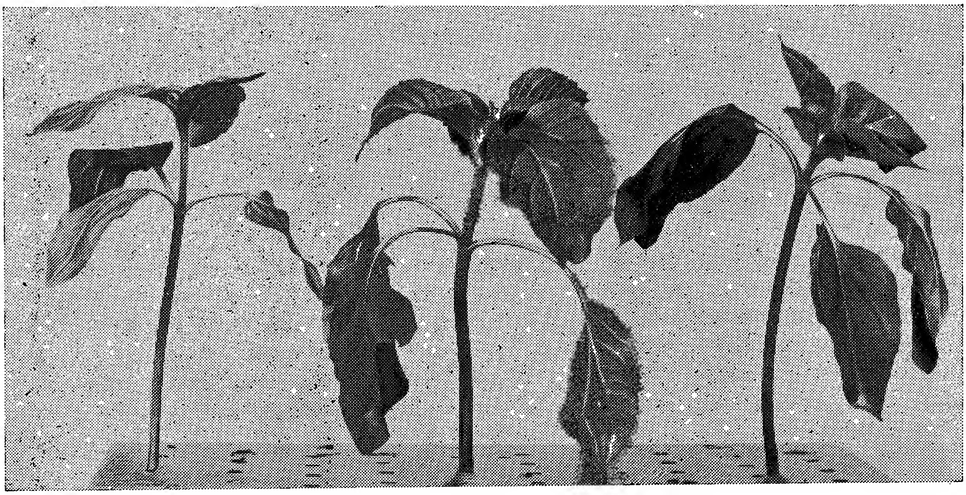


Рис. 8. Нарушение листорасположения у растений *Helianthus annuus*, индуцируемые полифенольными соединениями (по: Школьник и др., 1978).

ные тератологические изменения. Семядоли напоминали ягоду малины (рис. 9, *А*, *Б*).

Приведенные данные позволили высказать гипотезу о том, что накопление фенолов и увеличение содержания хинонов — это тот механизм в растениях, который, так же как аналоги азотистых оснований нуклеиновых кислот, приводит к синтезу модифицированных белков и к нарушениям хода клеточных делений и в конечном итоге — к тератологическим изменениям. Такого рода факты наблюдали и у животных. В работе Казаковой и Чеботаря (1969) сообщается о тератологических изменениях у эмбрионов под влиянием салициловокислого натрия.

Недавно были получены подтверждения нашей гипотезы. Ю. С. Смирнов (1978), исследовав влияние высоких тератогенных концентраций никеля, хрома и бора на активность полифенолоксидазы в молодых

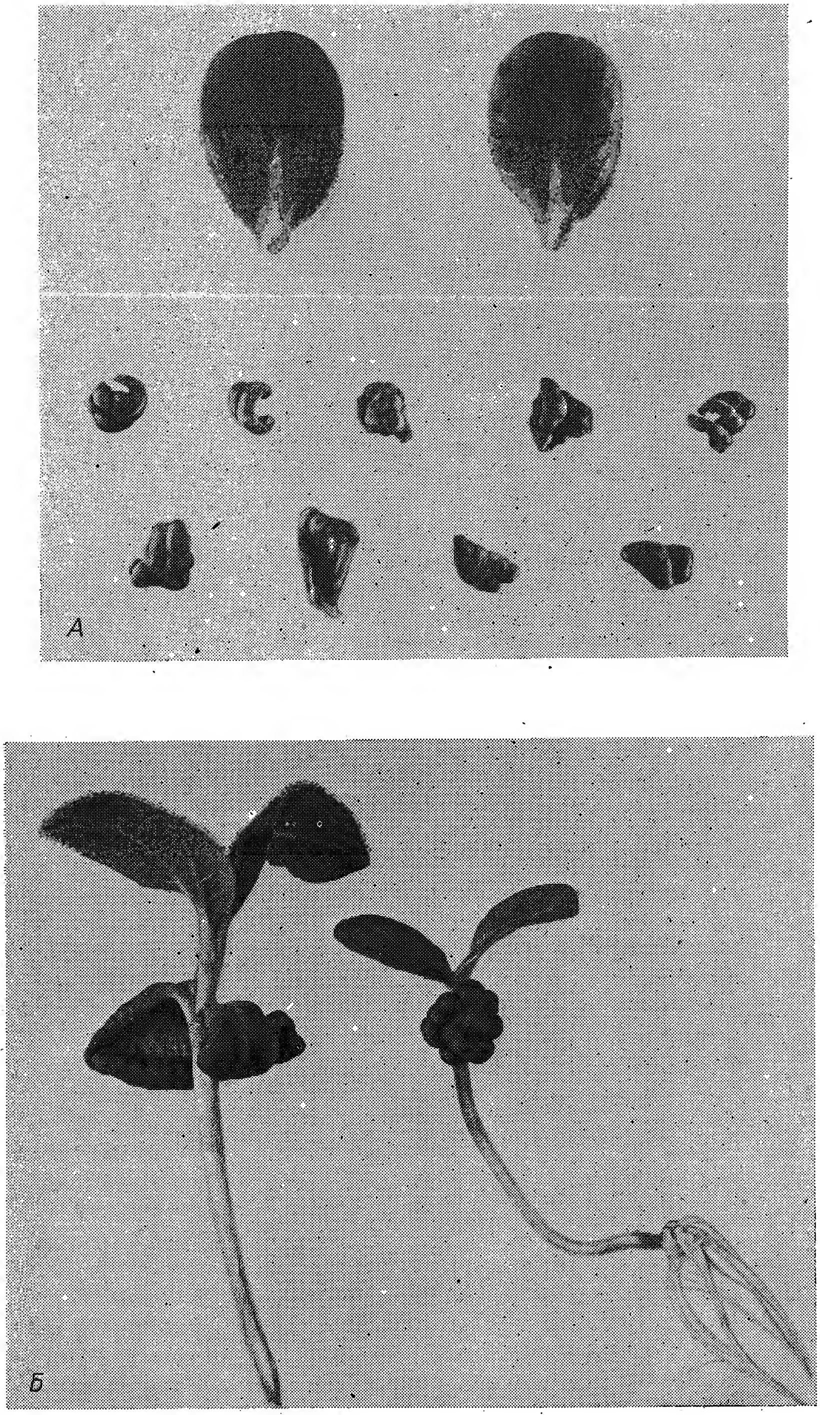


Рис. 9. Изменение семядолей *Helianthus annuus* под влиянием *п*-бензохинона.

А — *верхний* ряд — семядоли контрольных растений, *второй* и *третий* ряды — семядоли опытных растений; *Б* — действие намачивания семян в растворе *п*-бензохинона с последующим перенесением проростков на раствор *п*-бензохинона (по: Школьник и др., 1978).

листьях, гипокотилях, семядолях и корнях подсолнечника, обнаружил, что под действием тератогенных концентраций этих элементов происходит значительное повышение активности полифенолоксидазы. Это дает косвенные доказательства увеличения содержания окисленных фенолов — хинонов. Недавно в нашей лаборатории было найдено, что при действии высоких тератогенных концентраций этих же трех элементов происходит сильное накопление общих флавонолов и фенольного ингибитора роста — флавонол-3-гликозида. Имеются также сведения о накоплении фенолов и увеличении содержания хинонов под действием других тератогенов — борной недостаточности (о чем сообщалось выше), гербицидов (Волынец, 1949).

Сейчас становится понятным, почему под действием всех изучавшихся тератогенов повышается активность рибонуклеазы. Это связано с тем, что все они ведут к накоплению фенолов, которые вызывают нарушения в мембранах, в результате чего фермент из латентного, связанного со структурами состояния переходит в свободное — активное. Возможно, что сама рибонуклеаза, несмотря на отмеченные выше ее свойства, которые, как нами раньше предполагалось, могут привести к синтезу модифицированных белков, на самом деле не вносит какого-либо серьезного вклада в этот процесс, вызываемый в основном фенолами.

Стало также понятным, почему у злаков значительно реже появляются тератологические изменения, чем у двудольных растений. Это связано с тем, что злаки, как это было обнаружено при изучении действия такого тератогена, как борная недостаточность, накапливают меньше фенолов, чем двудольные растения (Школьник и др., 1972).

Известно, что многие аномалии в строении имеют часто генетическую природу (мутации) (Тахтаджян, 1954). Представляют большой интерес работы B. Haccius (1976), B. Haccius и M. Garecht (1963) по вызыванию таких мутаций органическими соединениями бора. Были обнаружены появление под влиянием фенилборной кислоты ланцетовидных листьев у томатов и другие тератологические изменения у разных видов двудольных растений.

D. Mathan (1965) и D. Mathan и J. Jenkins (1962) описали спонтанно встречающийся ланцеолат — мутант томатов, форма листьев которых совпадает с наблюдавшимися B. Haccius морфозами под влиянием фенилборной кислоты. B. Haccius (1976) высказала мнение, что при ланцетовидности листьев, вызванной фенилборной кислотой, может идти речь о фенокопии, которая имитирует нарушения в развитии, соответствуя определенным мутационным вариациям, встречающимся в природе. Термин «фенокопия» был введен R. Goldschmidt (1935) для обозначения фенотипических аберраций, индуцированных экзогенными факторами, имитирующими проявление измененного генотипа.

D. Mathan (1965) обнаружил, что ланцеолат — спонтанно встречающийся мутант томатов, имея одну дозу мутантного гена, вызывает изменения формы листа от перисторассеченного, характерного для нормальных томатов, до простого, немного уменьшенного в размерах ланцетовидного листа. Мутантный аллель ланцеолатного гена обусловливает, кроме изменения формы листа, также увеличение активности четырех окислительных ферментов: тирозиназы, лакказы, пероксидазы и каталазы. Обработка нормальных проростков томатов фенилборной кислотой дает эффект, сходный с эффектом мутантного аллеля ланцеолатного гена как в отношении индукции ланцетовидного листа, так и в отношении увеличения активности вышеупомянутых ферментов. Автор считает, что мутантный аллель ланцеолатного гена, так же как и фенилборная кислота, ведет к изменению формы листа из-за увеличения активности окислительных ферментов, вызывающих окисление и инактивацию белков (главным образом клеточных стенок), в результате чего происходят преждевременное удлинение и созревание клеток, а также угнетение роста в длину. L. Sizer (1953) обнаружил, что многие белки окисляются тирозиназой и пероксидазой через окисление тирозильных групп и что это окисление проявляется в необратимой инактивации белков.

В работе J. Wall и C. Andrus (1962) было обнаружено, что болезнь томатов «хрупкость стебля», вызванная недостатком бора, контролируется единственным рецессивным геном btl, ответственным за транспорт бора из корней в надземные органы. Его проявление связано с рядом факторов окружающей среды: длиной дня, интенсивностью освещения, а также температурой, содержанием азота, фосфора и кальция, т. е. факторов, от которых, как известно, зависит большее или меньшее проявление борной недостаточности.

Н. П. Дубинин и Ю. В. Пашин (1977) считают, что причиной тератологических изменений может быть влияние определенных факторов (в том числе мутагенов среды) на функционирование генов. Имеются данные о влиянии недостатка и избытка микроэлементов на функцию генов. Было бы интересно выяснить, влияют ли высокие концентрации фенолов на функции генов. В пользу такого возможного их действия говорит тот факт, что при борной недостаточности и высокой температуре, являющихся сильными тератогенными агентами, наблюдаются, как сообщалось, нарушения в ядрышке и в других клеточных структурах, что связано с интоксикацией клетки накапливающимися фенолами. Вместе с тем нарушения в ядрышке должны привести к подавлению синтеза гистонов, что и отмечено при недостатке бора (Худжаназаров и др., 1973), и к нарушению в связи с этим генетической активности в клетках. В работе Ш. Худжаназарова и других наибольшее снижение наблюдалось в содержании фракции лизинбогатых гистонов, которая может быть ответственна за организацию в хроматине надмолекулярных структур высшего порядка. Мы уже отмечали, что Б. Строгонов, В. Кабанов, Н. Ракова (1970) обнаружили нарушение фракционного состава гистонов под влиянием засоления. Авторы предполагают, что в этом случае происходит нарушение связи ДНК—гистон, т. е. диссоциация гистоновых комплексов, ведущая к утрате клеткой способности контролировать генетический аппарат.

Возникает вопрос, является ли накопление фенолов и хинонов единственной причиной появления тератологических изменений? На основании ряда имеющихся фактов мы пришли к убеждению, что причину появления тератологических изменений у растений необходимо понимать шире, не сводя ее только к накоплению фенолов и хинонов. Дело в том, что, как известно из литературных данных (Runcova et al., 1972; Le Tsung, 1977; Баранов, 1978), фенолы ведут к уменьшению содержания стимулятора роста — ИУК. Есть основание поэтому считать, что под влиянием тератогенов, ведущих к накоплению фенолов, одновременно наблюдается снижение содержания ауксинов, т. е. происходит нарушение гормональной регуляции — смещение баланса ауксинов и фенольных ингибиторов роста в пользу последних. Это мнение подкрепляется тем фактом, что опрыскивание растений ауксином может значительно уменьшить количество тератоморфных форм (Dancy et al., 1975), а также тем, что под влиянием таких тератогенов, как недостаток бора (Школьник и др., 1964; Смирнов и др., 1977), недостаток цинка (Skoog, 1940, и др.), избыток никеля (Смирнов, Крупникова, 1978), одновременно с увеличением содержания фенолов происходит снижение содержания ауксинов.

Возможно, что тератогены сами по себе не только через накапливающиеся под их влиянием фенолы ведут к снижению содержания ауксинов, но и благодаря нарушению ими их синтеза.

Имеются данные, которые говорят в пользу того, что причиной появления некоторых тератологических изменений может являться и нарушение баланса гиббереллинов и фенолов. Известно, что под действием различных тератогенов, в частности высоких концентраций цинка, бора и никеля, наблюдается сильное укорачивание междоузлий, ведущее к карликовости растений. Вместе с тем было показано, что при недостатке цинка снижается содержание гиббереллиноподобных веществ в листьях и стеблях (Школьник и др., 1975; Давыдова и др., 1978) и увеличивается содержание фенолов (Reed, Dufrenoy, 1942).

В связи с приведенными фактами вызывает большой интерес изучение вопросов нарушения гормональной регуляции под влиянием тератогенных агентов. Возможно, что особенно интересно изучать влияние смещения баланса ауксина и этилена, так как последний ведет к блокированию митоза, к нарушениям в синтезе ДНК, что должно привести к тератологическим изменениям. Смещение баланса ауксина и этилена действительно было обнаружено при изучении причин утолщения в зоне перехода гипокотиль—корень под воздействием N-нитрозосоединения, являющегося антропогенным загрязнителем окружающей среды (Беккер, 1979).

Все, что здесь было сказано о физиологических причинах тератологических изменений, относится к аномалиям в строении вегетативных органов. Физиологические же причины тератоморфных изменений генеративных органов почти совершенно не изучены. Известны только работы Н. А. Ларионовой (1974, 1975) и Е. Г. Мининой и Н. А. Ларионовой (1976), которые провели исследования по физиологическому изучению аномалий женских шишек у гетерозиготной формы *Pinus sibirica*.

Приведенные в работах Ларионовой и Мининой факты о повышении содержания фитогормонов и уменьшении содержания фенольных ингибиторов, наблюдающиеся у гетерозиготной формы *Pinus sibirica* при бесполом размножении, не могут быть привлечены для понимания действия различных тератогенов на баланс регуляторов роста у тератоморфных генеративных органов растений, отличающихся нормальным половым процессом. Нам представляется, что у последних под влиянием тератогенов наблюдается такое же нарушение баланса регуляторов роста, как под действием тератогенов на вегетативные органы, т. е. происходит смещение баланса стимуляторов и фенольных ингибиторов в сторону последних. В пользу этого имеется пока одно доказательство, полученное в работе Л. Н. Абышевой (1978). Ею было обнаружено, что при стерильности цветков люцерны, вызванной недостатком бора, которую следует рассматривать как тератологическое явление, появляются два отсутствующих у нормальных растений фенольных соединения. Необходимо проведение широких исследований по изучению баланса регуляторов роста в тератоморфных генеративных органах, чтобы внести ясность в этот вопрос.

Приведенные сведения говорят о том, что тератология перестала быть чисто описательной наукой и что полученный материал о физиологических причинах тератологических изменений у растений может быть привлечен для объяснения не только физиологических причин появления аномальных форм растений, но и некоторых нарушений в метаболизме растений при естественном и антропогенном загрязнении окружающей среды. Они, кроме того, показали, насколько далеко продвинулись вперед за последние два десятилетия наши знания о физиологических причинах тератологических изменений у растений. Представление об этом дает не только данный обзор, но и два ранее опубликованных нами по этому вопросу обзора (Школьник, 1966; Школьник и Смирнов, 1974).

ЛИТЕРАТУРА

Абышева Л. Н. (1978). Бор и семенная продуктивность люцерны. В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. 1. Ивано-Франковск. — Алексеева Х. А. (1971). Влияние борной недостаточности на содержание фосфолипидов и ультраструктуру клетки. Автореф. канд. дис. Л. — Алексеева Х. А., Школьник М. Я. (1971). О содержании фосфолипидов и галактолипидов в листьях льна и кукурузы при дефиците бора. Физиол. и биохим. культ. раст., 3, 4. — Араратян Л. А. (1970). О специфичности мутагенного действия гетероауксина на хромосомы. Цитол. и генет., 4, 1. — Барабой В. А. (1976). Фенольные соединения ряда пирокатехина, гидрохинона и пирогаллола (механизмы действия на животный организм). Тез. III Всес. симп. по фенольн. соедин. Тбилиси. — Баранов В. И. (1978). Биологическая активность окислительных фенольных соединений и их роль в разрушении индолилуксусной кислоты. Физиол. раст., 26. — Беккер А. М. (1979). Нарушение баланса ауксина и этилена в проростках тыквы при воздействии N-нитрозосоединений. Автореф. канд. дис. Л. — Волынец А. П. (1949). Полифенолы льна-долгунца, обработанного гербицидами. ДАН БССР, 13, 1086. — Давыдова В. Н., Школьник М. Я., Моченят К. И. (1978). Содержание гиббереллиноподобных веществ в стеблях фасоли при недостатке цинка. Физиол. и биохим. культ. раст., 10, 3. — Данилова М. Ф. (1961). О природе фасциации у растений. Бот. ж., 46, 10. — Джохадзе Д. И., Папелишвили Р. К. (1976). Влияние простых фенолов на транскрипцию. Тез. III Всес. симп. по фенольн. соедин. Тбилиси. — Дубинин Н. П., Пашин Ю. В. (1977). Мутагены окружающей среды. Знание, сер. биол., 5. — Казакова Т. Б., Чеботарь Н. А. (1969). Изменение молекулярной структуры ДНК под влиянием тератогенного агента. Биохимия, 34, 6. — Ковальский В. В. (1974). Геохимическая экология. М. — Крогулевич Р. Е., Стом Д. И. (1969). О действии хинонных и фенольных аналогов радиотоксинов на хромосомный аппарат. Радиобиология, 9, 6. — Куликов Б. Н., Езержи А. А., Овчинникова М. И., Мочалкин А. И. (1970). Влияние 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты на температуру тепловой денатурации ДНК и на хромосомный аппарат клеток растений. Физиол. раст., 17. 6. — Ладонин В. Р., Свитцер К. М. (1967). Влияние карбина на метаболизм РНК, протеина и нуклеотидов в проростках овсюга. Физиол. раст., 14, 9. — Ларионова Н. А. (1974). Изменчивость некоторых признаков кедра сибирского (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr) и эндогенные регуляторы роста. Автореф. канд. дис. Красноярск. — Ларионова Н. А. (1975). Фитогормоны в регуляции роста и покоя женских шишек кедра сибирского. В кн.: Вопросы физиологии половой репродукции хвойных. Красноярск. — Лобов В. И., Яворская В. К., Калинин Ф. Л. (1969). Торможение митотической активности и хромосомные аберрации в корешках *Pisum sativum* при действии гидразида малеиновой кислоты. Цитол. и генет., 3, 3. — Малашкина Н. С. (1960). Об измененной форме мака крупнокоробочного в районе биогеохимических провинций, обогащенных свинцом и цинком. Тр. Биогеохим. лаб., 11, 224. — Мамедова Т. Л. (1970). Влияние бора на обмен фосфолипидов хлоропластов листьев тыквы. В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. 1. — Минина Е. Г., Ларионова Н. А. (1976). Строение и физиологические особенности аномальных женских шишек *Pinus sibirica* Du Tour. Бот. ж., 61, 4. — Петрунина Н. С. (1968). Геохимическая экология растений. В кн.: Абиогенез и начальные стадии эволюции жизни. М. — Петрунина Н. С. (1970). Химическая и морфологическая изменчивость растений при повышенном содержании меди в среде. В кн.: Биологическая роль меди. М., Наука. — Ракитин Ю. В., Владимирцева С. В., Николаева Л. Н. (1978). Действие гидразида малеиновой кислоты на синтез РНК и белка в растущих почках картофеля. Физиол. раст., 25, 2. — Рыжков В. Л. (1936). Ультразвук и морфология растений. Сб., посв. памяти К. А. Тимирязева. — Смирнов Ю. С. (1978). Активность полифенолоксидазы у растений *Helianthus annuus* L. (*Compositae*) при обогащении среды микроэлементами. Бот. ж., 63, 11. — Смирнов Ю. С., Крупникова Т. А. (1978). Влияние тератогенных концентраций никеля на содержание ИУК и активность ИУК-оксидазы в растениях *Helianthus annuus* L. Бот. ж., 63, 5. — Смирнов Ю. С., Крупникова Т. А., Школьник М. Я. (1977). Содержание ИУК в растениях, различающихся по чувствительности к борному дефициту. Физиол. раст., 24, 2. — Смирнов Ю. С., Школьник М. Я. (1978). О действии избытка и недостатка микроэлементов на хромосомный аппарат корней подсолнечника и конских бобов. В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. 1. Ивано-Франковск. — Сторожева М. М. (1954). Тератологические изменения у анемона *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в условиях никелевого рудного поля. Тр. Биогеохим. лаб., 10, 64. — Строгонов Б. П., Кабанов В. В., Ракова Н. М. (1970). Особенности белковонуклеинового обмена при ферментативных изменениях растений в условиях засоления. Физиол. раст., 17, 394. — Строгонов Б. П., Кабанов В. Д., Шевяков Н. И., Лапина Л. П., Комизерко Е. И., Попов Б. А., Достанова Р. Л., Приходько Л. С. (1970). Структура и функция клеток растений при засолении. М., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., Изд. ЛГУ. — Федоров Ал. А. (1958). Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений. В кн.: Проблема вида в ботанике. М.; Л. — Франкфурт О. С., Липчина Л. П., Эмануэль Н. М. (1963). Действие ингибитора антиоксидантов (фенолов) на жизненный цикл клеток асцидной карциномы Эрлиха. ДАН СССР, 153, 3. — Холодный Н. Г., Ярошенко Г. Д., Тахтаджян А. Л. (1944). К экспериментальной морфологии и тератологии листа. Бот. ж., 29, 4. — Худжаназаров Ш. М., Шерстнев Е. А., Борщенко Г. П. (1973). Исследование гистонов хроматина бордефицитных растений. Физиол. и биохим. культ. раст., 5, 5. — Шантрен Ю. (1963). Синтез белков. М., ИЛ. — Школьник М. Я. (1960). Функциональные болезни и явления изменчивости растений в связи с избыточностью или недостаточностью макро- и микроэлементов в различных биогеохимических провинциях. Тр. Биогеохим. лаб., 11, 34. —

Школьник М. Я. (1966). Морфологическая изменчивость растений, нуклеиновые кислоты и белковый синтез. Бот. ж., 51, 12. — Школьник М. Я. (1970). Физиологическая роль бора у растений в свете новейших данных. В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л. — Школьник М. Я. (1974). Общая концепция физиологической роли бора. Физиол. раст., 21, 1. — Школьник М. Я., Абышева Л. Н. (1975). Влияние борной недостаточности на содержание ингибитора роста флавонол-3-гликозида и других флавоноидов у томатов. Физиол. и биохим. культ. раст., 7, 3. — Школьник М. Я., Давыдова В. Н., Моченят К. И. (1975). Влияние цинка на содержание гиббереллиноподобных веществ в листьях фасоли. Физиол. раст., 22, 5. — Школьник М. Я., Ильинская Н. Л. (1975). Влияние борной недостаточности на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у различающихся по степени потребности в боре растений. Физиол. раст., 22, 4. — Школьник М. Я., Копмане И. (1970). Влияние бора на содержание фосфолипидов у подсолнечника и возможная роль этого элемента в структурной организации клетки. В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л. — Школьник М. Я., Крупникова Т. А., Давыдова В. Н. (1972). Влияние недостатка бора на содержание оксикоричных кислот. Физиол. раст., 19, 6. — Школьник М. Я., Крупникова Т. А., Дмитриева М. Н. (1964). Влияние борной недостаточности на некоторые стороны обмена ауксинов у подсолнечника и кукурузы. Физиол. раст., 11, 2. — Школьник М. Я., Маевская А. Н. (1960). Морфологические изменения растений под влиянием борной недостаточности. Бот. ж., 45, 6. — Школьник М. Я., Маевская А. Н., Боженко В. П., Алексеева Э. А. (1964). Морфологическая изменчивость растений, вызванная борной недостаточностью. Бот. ж., 49, 11. — Школьник М. Я., Маевская А. Н., Сергейчик А. (1980). Активность фенилаланинаммиак-лиазы и чувствительность к недостатку бора у некоторых двудольных и однодольных растений. Физиол. раст., 27, 4. — Школьник М. Я., Смирнов Ю. С. (1974). О возможных молекулярно-биохимических механизмах тератологических изменений у растений, встречающихся в биогеохимических провинциях, с избытком и недостатком микроэлементов. В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. М., Наука. — Школьник М. Я., Смирнов Ю. С., Стом Д. И. (1978). Тератологические изменения у растений, индуцируемые фенолами. Бот. ж., 63, 5. — Школьник М. Я., Соловьева-Троицкая Е. А. (1962). О физиологической роли бора. 3. О причинах особой роли бора в формировании репродуктивных органов. Бот. ж., 47, 10. — Школьник М. Я., Троицкая Е. А., Маевская А. Н. (1965). О воспроизведении с помощью 8-азагуанина морфологических изменений, характерных для борной недостаточности. Физиол. раст., 12, 4. — Bogdansky C. (1950). Teratogénie et tératologie expérimentales chez les vegétaux. Ann. Biol., 3 sér., 26, 11. — Chourd P. (1952). Morphogenese, teratogenese et evolution. Ann. Biol., 3, 28. — Dancy R. M., Singh R. N., Rao M. M. (1975). Nucleic acid and protein levels innealthy and pro malformed panicles of mango cultivars. Sci. a. Cult., 41. — Darlington C. D., Leish J. M. C. (1951). Action of maleic hydrazide on the cell. Nature, 167, 4245. — Emberger L. (1951). L'origine de la fleur. Experimentia, 7, 5. — Glass A. D. M. (1974). Influence of phenolic acids upon ion uptake. J. Exp. Bot., 25. — Glass A. D. M., Dunlop J. (1974). Influence of phenolic acids on ion uptake. IV. Depolarization of membran potentials. Plant Physiol., 54, 6. — Goldschmidt R. (1935). Gen und Aubeneigenschaft (Untersuchungen an Drosophila). I und II Z. inductive Abstamungs- und Vererbungslehre. 69. — Haccius B. (1975). Durch Phenylboronsäure-Applikation experimentell induzierte «blattlose Knoten». Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr., 96. — Haccius B. (1976). Die phänokopierende Wirkung der Phenylborsäure Ber. Deutsch. Bot. Ges., 89. 2—3. — Haccius B., Garrecht M. (1963). Durch Phenylborsäure induzirte «Lanzettblättrigkeit» bei *Solanum licopersicum*. Naturwiss., 50. — Haskins C. P., Moore C. W. (1935). Growth modification in citrus Seedlings grown from X-rayed seed. Plant Physiol., 10, 1. — Heslop-Harrisoson J. (1952). A reconsideration of plant teratology. Phyton, 4, 1—3. — Heslop-Harrison J. (1962). Effect of 2-thiouracil on cell differentiation and leaf morphogenesis in *Cannabis sativa*. Ann. Bot., 26, 103. — Hotta J., Osawa S. (1958). Control of differentation in the fern gematophyte by aminoacid analogues and 8-azaguanine. Exp. Cel. Res., 15, 94. — Hotta J., Osawa S., Sakaki T. (1959). Ribonucleic acid differentitation of the gametophyte of a polypodiaceous fern. Develop. Biol., 1, 65. — Imai L., Siegel S. M. (1973). A specific responce to toxic cadmium levels in red kidney been embryos. Physiol. Plant., 29, 1, 118. — Kessler B., Monselise S. P. (1959). Studies on ribonuclease, ribonucleic acid and protein synthesis in healthy and zincdeficient citrus leaves. Physiol. Plant., 12, 1. — Laibach F., Mai G. (1936). Üeber die künstliche Erzeugung von Bildung sabweichungen bei Pflanzen. Arch. Entw. Organ., 134. — Le Tsung T. (1977). Role of phenolic inhibitors in peroxidase-mediated degradation of indol-3-acetic acid. Plant Physiol., 59, 8. — Macfarlane E. W. E., Messing A. M. (1953). Shoot chimeras after exposur to mercurial compounds. Bot. Gaz., 115, 1. — Mathan D. S. (1965). Phenilboric acid, a chemical agent stimulating the effect of the Lanceolate gene in the tomato. Amer. J. Bot., 52, 2. — Mathan D. S., Jenkins J. A. (1962). A morphogenetic study of lanceolate, a leaf-shape mutant in the tomato. Amer. J. Bot., 49,

5. — Matter J., Turian G. (1961). Action antimitotique de l'acide borique dans le meristeme rediculaire de graines de *Lactuca sativa* en germination. Bul. Soc. Bot. Suisse, 71. — Pack M. (1972). Response of strawberry fruiting to hydrogen fluoride fumigation. J. Air Pollut. Contr. Assoc., 22. — Perkins M. J., Aronoff S. (1956). Indentification of the blue fluorescent compounds in boron deficient plants. Arch. Biochem., Biophys., 64, 2. — Possingham J. V. M., Vesk E. V., Merker F. V. (1964). The fine structure of leaf cells of manganese deficient spinach. J. Ultrastruct. Res., 11. — Reed H. S., Dufrenoy J. (1942). Catechol aggregates in the vacuoles of cells of zinc deficient plants. Amer. J. Bot., 29, 7. — Roopowitch H., Dhyse R., Fosket O. P. (1975). Cell membrane potentials of higher plants. Changes induced by wounding. J. Exp. Bot., 26. — Runkova L., Lis E. K., Tomaszewski M., Antonowski R. (1972). Function of phenolic substances in the degradation system of indole-3-acetic in strawberries. Biol. Plant., 14. 1. — Schropp W., Arenz B. (1938). Über die Wirkung von Bor und Mangan auf das Wachstum des Mais. Pflanz. Phytopath. Ztschr., 11. — Sherstnev E. A., Rasumowa M. V. (1965). The effect of boron deficiency of the ribonuclease activity. Agrochimica, 9, 4. — Sizer L. W. (1953). Oxidation of proteins by tyrosinase and peroxidase. In: Advances in enzymology, 14. N. Y., Intersi. Publ. — Skoog F. (1940). Relationships between zink and auxin in the growth of the higher plants. Amer. J. Bot., 27, 10. — Wall J. R., Andrus C. F. (1962). The inheritance and physiology of boron response in the tomato. Amer. J. Bot., 49, 7. — White R. (1966). The morphological effects of protein synthesis inhibition in *Morsilea*. Amer. J. Bot., 53, 2.

Ботанический институт
им. В.Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 II 1980.

SUMMARY

The influence of varios environmental factors upon teratological changes in plants have been reported. Special attention is given to formative changes occurring in plants in the biogeochemical provinces with the lack and abundance of microelements. In accordance with the proposed thesis teratological changes are caused by the synthesis of the modified proteins, which lead to the disturbance of the mitosis. It was proved that in the plants, affected by teratogenes, the inhibitors of phenolic nature and the quinones are accumulated, whereas the content of the stimulators decreases, that is the balance of stimulators and inhibitors of growth is changing in favour of the latter, which results in the synthesis of the proteins, which are not peculiar to the given species.

УДК 581.84 : 581.43 : 582.542.1

М. Ф. Данилова, М. Н. Телепова

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СИТОВИДНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПРОТО- И МЕТАФЛОЭМЫ В КОРНЕ *HORDEUM VULGARE (POACEAE)*

M. F. DANILOVA, M. N. TELEPOVA. DIFFERENTIATION OF PROTO- AND META-PHLOEM SIEVE ELEMENTS IN ROOTS OF *HORDEUM VULGARE* (*POACEAE*)

Изучалось развитие ситовидных элементов прото- и метафлоэмы. Обнаружены различия в характере дегенеративных изменений ядра и цитоплазмы, сопровождающих дифференциацию этих клеток. Одним из первых показателей дифференциации ситовидного элемента протофлоэмы является формирование «перламутровых» утолщений клеточных оболочек, которое имеет место до начала дегенеративных изменений в структуре ядра и цитоплазмы и связано с активностью клеточных органелл, в особенности аппарата Гольджи. Распад ядра в ситовидном элементе протофлоэмы идет по типу пикнотической дегенерации: ядро становится лопастным, резко возрастает конденсация хроматина, нуклеоплазма просветляется, затем ядро распадается на отдельные фрагменты, которые потом разрушаются. Дегенеративные изменения в ядрах сопровождаются деструктивными перестройками цитоплазмы. Для протофлоэмного элемента характерны отсутствие центральной вакуоли, распространение автофагических образований с участием элементов эндоплазматического ретикулума и быстрое освобождение полости клетки от всех рибосом после распада ядра. Ситовидный элемент метафлоэмы в процессе развития не формирует «перламутровых» оболочек: клеточные стенки остаются достаточно тонкими и электронноплотными. В связи с этим на ранних стадиях дифференциации не отмечается такого сильного развития аппарата Гольджи, как в протофлоэмном элементе. Ядро претерпевает деструктивные изменения по типу хроматолизиса: происходит постепенный распад хроматина и содержимое ядра становится однородным, ядерная оболочка местами образует расширения, а при дальнейшей дифференциации ситовидного элемента метафлоэмы распадается. Изменения в структуре цитоплазмы сходны с теми, которые сопровождают дифференциацию паренхимной клетки: формируется центральная вакуоль и по мере растяжения клетки постепенно уменьшаются число органелл и толщина пристенного слоя цитоплазмы. Оба пути дифференциации приводят к формированию зрелого ситовидного элемента, в котором нет ядра или каких-либо его остатков и для которого характерно сохранение плазмалеммы. В полости протофлоэмного ситовидного элемента сохраняется эндоплазматический ретикулум, образующий небольшие стопки. У метафлоэмного элемента стопки эндоплазматического ретикулума отсутствуют.

В последние годы внимание исследователей все больше привлекает изучение изменений ультраструктуры протопласта и клеточной оболочки ситовидных элементов (СЭ) флоэмы в процессе их дифференциации. Работы K. Esau, R. Gill (1972, 1973), Esau (1978), J. Melaragno, M. Walsh (1976), Walsh, Melaragno (1976) и других продемонстрировали эффективность изучения последовательных этапов структурных перестроек, наблюдающихся в цепочке дифференцирующихся СЭ, происходящих от одной и той же инициальной клетки. К сожалению, практически еще нет работ, в которых было бы сделано сопоставление структурных изменений дифференцирующихся клеток флоэмы в связи с последовательностью их заложения (прото- и метафлоэмные элементы). Между тем данные сравнительного изучения различных СЭ могут оказаться полезными для понимания и тех особенностей их структуры, которые свойственны зрелым ситовидным трубкам. В данной работе излагаются материалы наблюдений над ходом дифференциации СЭ прото- и метафлоэмы в корне ячменя.

Этот объект уже использовался ранее для изучения структуры некоторых компонентов флоэмы. R. Buvat (1968), R. Buvat и G. Robert (1979) исследовали протофлоэму корня ячменя, а R. Evert с сотрудниками (1971) — СЭ в жилках листа. Мы ранее также проводили исследования структуры протофлоэмных элементов в корне ячменя (Danilova, Telepova, 1978). Сопоставление особенностей дифференциации СЭ прото- и метафлоэмы составляет содержание настоящей статьи. Как и в предыдущей работе, основное внимание уделено деструктивным изменениям ядра и процессу вакуолизации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом служили корни трех- и четырехдневных проростков *Hordeum vulgare* L. Применяли следующие способы фиксации: 1) 3%-й глутаровый альдегид на 0.1 *М* фосфатном буфере (pH 7.3) с добавлением сахарозы (2.5%) —1.5 ч; 2) 2.5%-й глутаровый альдегид на 0.1 *М* фосфатном буфере (pH 6.6) с добавлением танниновой кислоты (2%) без сахарозы — 1.5 ч, эта фиксация была предложена V. Mizuhira и G. Futaesaku (1972), а для растительных тканей впервые применена В. К. Лебским и М. Н. Телеповой (1976); 3) 1%-й $KMnO_4$ на холоде — 1.5 ч. В первых двух случаях следовала дополнительная фиксация 2%-м раствором OsO_4 на 0.1 *М* фосфатном буфере (pH 8.0) с добавлением сахарозы (2.5%)— 4 ч. Фиксированные сегменты корней обезвоживали в спиртах и ацетоне и заключали в эпон-812. Срезы, полученные на ультратоме LKB-III, контрастировали уранилацетатом (5 мин) и цитратом свинца (10 мин). Просмотр и фотографирование производили в электронном микроскопе JEM-7A.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общая характеристика флоэмы в корне ячменя

В корне ячменя флоэмные группы располагаются по периферии центрального цилиндра, чередуясь с периферическими группами элементов ксилемы (рис. 1). Каждая флоэмная группа состоит из прото- и метафлоэмного СЭ, разделенных двумя паренхимными клетками-спутниками. Протофлоэмный СЭ граничит, кроме того, с клетками перицикла, а метафлоэмный — с паренхимными клетками центрального цилиндра, разделяющими флоэмные и ксилемные группы.

Каждый из клеточных компонентов флоэмы обладает определенной структурой, меняющейся в процессе развития корня. Все протофлоэмные элементы на одном уровне корня дифференцируются более или менее синхронно, и признаки их дифференциации можно заметить на близком расстоянии от кончика корня — в той зоне, где большинство клеток еще делится. Дифференциация СЭ метафлоэмы занимает более длительное время, и зрелые элементы метафлоэмы можно найти на более отдаленном расстоянии от кончика корня по сравнению с СЭ протофлоэмы.

Развитие ситовидного элемента протофлоэмы

Последовательные изменения структуры ядра и цитоплазмы можно видеть на продольных срезах, проходящих через одну цепочку клеток, составляющих будущую ситовидную трубку. Изменения, связанные с дифференциацией, наблюдаются в пределах пяти-шести расположенных одна над другой клеток. Для удобства описания мы ведем отсчет от первого безъядерного СЭ с просветленной полостью. По мере удаления дифференцирующихся клеток от этого элемента в направлении меристемы степень дифференциации постепенно уменьшается. Подробно на этом вопросе мы останавливались в предыдущих работах (Danilova, Telepova; 1978: Данилова, Телепова, 1979).

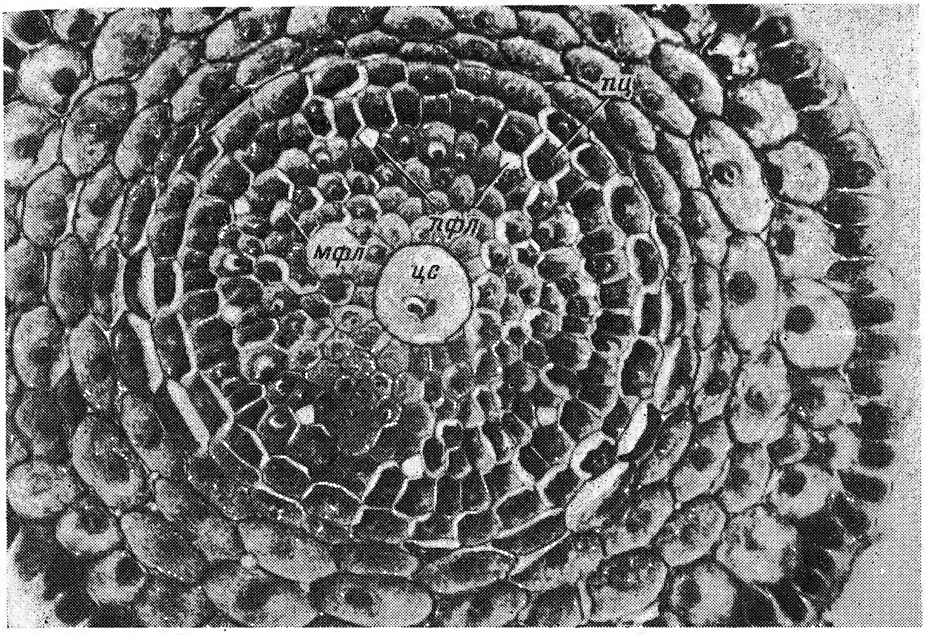


Рис. 1. Общий вид поперечного среза центрального цилиндра корня ячменя. Расположение флоэмных групп по окружности стелы.

мфл — метафлоэма, *пфл* — протофлоэма, *пц* — перицикл, *цс* — центральный сосуд.

Первые заметные изменения в состоянии ядра можно наблюдать в пятой или шестой клетке, считая от первого безъядерного СЭ с просветленной полостью. В это время клетка уже значительно вытянута в продольном направлении. Ядро также вытягивается, объем ядра и ядрышка уменьшается. Хроматин в конденсированной форме распределен в ядре более или менее равномерно. Органеллы располагаются по всему объему клетки; заметной поляризации в их размещении нет.

В непосредственной близости к ядру встречаются цистерны эндоплазматического ретикулума (ЭР) и диктиосомы, распределение их вдоль поверхности ядра довольно случайное; иногда наблюдаются контакты оболочки ядра и гладких мембранных компонентов, относящихся, по всей видимости, к системе ЭР.

В четвертом, считая от зрелого, СЭ изменения в структуре ядра и цитоплазмы продолжаются в тех же направлениях, хроматин сосредоточивается около оболочки ядра. Ядрышко очень мелкое. Цитоплазма становится еще более насыщенной клеточными органеллами, которые располагаются по всему объему клетки, за исключением тяготеющих к клеточным стенкам пластид.

Признаки прогрессирующих деструктивных изменений ядра и цитоплазмы наиболее отчетливо проявляются в третьей клетке (рис. 2, *А* — см. вклейку). Хроматин в конденсированном виде неравномерно распределен между лопастями ядра. Цистерны ЭР часто тесно прилегают к ядерной оболочке и иногда полностью окружают мелкие фрагменты ядра и часть цитоплазматических органелл. Многие митохондрии и пластиды, полностью сохранившие свою структуру, окружены цистернами ЭР и прижаты к клеточным стенкам. В центральной части клетки органелл становится значительно меньше, но центральная вакуоль не формируется.

Во второй клетке заканчивается распад ядра на фрагменты. Последние занимают центральную часть клетки, частично или полностью окружены мембранами, связанными в своем генезисе, по-видимому, с ЭР (рис. 3, *А* — см. вклейку). В местах тесного контакта мембранных поверхностей наблюдается «сплавление» их в одну утолщенную мембранную структуру.

В первом безъядерном СЭ полностью распадаются все рибосомы и те мембранные структуры, которые находились в центральной части клетки. Сохраняются преимущественно те органеллы, которые занимали периферическое положение — вдоль клеточных стенок (рис. 3, *Б*). Это пластиды, содержащие белковые включения двух типов — фибриллярные и кристаллические; митохондрии (последних значительно меньше, чем в предыдущих клетках); отдельные профили цистерн диктиосом и пузырьки Гольджи; ЭР, выстилающий изнутри плазмалемму и располагающийся в виде одиночных цистерн или пучков цистерн между другими органеллами.

Во втором безъядерном СЭ цистерны диктиосом почти не встречаются, а пузырьки Гольджи можно найти лишь возле ситовидных пластинок. На этой стадии развития СЭ митохондрии и другие органеллы, размещающиеся вдоль клеточных стенок, претерпевают деструктивные изменения. При этом у многих митохондрий почти полностью исчезают кристы при сохранении двухмембранной оболочки. Внутренняя полость органеллы выглядит бесструктурной и прозрачной (рис. 4, *А* — см. вклейку).

В более старых СЭ компоненты аппарата Гольджи полностью отсутствуют. Цистерны ЭР выстилают плазмалемму, образуя местами небольшие стопки из 2—3 элементов (рис. 4, *Б*). Распадающиеся пластиды и митохондрии, хотя и в значительно меньшем количестве, по-прежнему встречаются около клеточных стенок.

Представляет интерес расположение ЭР на участках поровых полей. На ранних стадиях дифференциации СЭ, когда имеет место интенсивный синтез веществ клеточной оболочки, элементы ЭР располагаются параллельно плазмалемме только в местах первичных поровых полей (рис. 2, *А*). На уровне клетки с фрагментированным ядром (вторая клетка после СЭ с просветленной полостью), когда резко снижается число диктиосом и пузырьков Гольджи, ЭР перераспределяется таким образом, что длинные профили его цистерн располагаются вдоль плазмалеммы не только на участках первичных поровых полей, но и в промежутках между ними (рис. 4, *Б*). При этом на стороне цистерн, обращенной к цитоплазме, часто сохраняются рибосомы.

Особенностью дифференцирующегося СЭ протофлоэмы в корне ячменя является своеобразный характер вакуолизации. Центральная вакуоль на всех стадиях дифференциации отсутствует. Превакуолярные тела, представляющие собой локальные расширения цистерн ЭР, участвуют в процессах автолитического распада ядра и цитоплазмы. В клетке, содержащей уже распавшееся на фрагменты ядро, встречаются более крупные вакуоли. Последние представляют собой, по-видимому, остаточные тела, возникающие на месте лизирующихся фрагментов ядра и других компонентов клетки (рис. 3, *А*). Полость зрелого СЭ, образующаяся в результате локального автолиза центральной части цитоплазмы, при фиксации глутаровым альдегидом и OsO_4 прозрачна и не содержит Ф-белковых фибрилл (рис. 3, *Б*). Однако при танниновой фиксации в СЭ с «просветленной» полостью выявляется тонковолокнистое содержимое (рис. 2, *Б*).

Параллельно с вышеописанными изменениями в структуре ядра и цитоплазмы можно наблюдать изменение в структуре клеточной оболочки. Поперечные стенки между расположенными в ряд СЭ протофлоэмы в корне ячменя не обнаруживают ничего специфического по сравнению с аналогичными структурами в листе ячменя (Evert et al., 1971) и других видов растений.

Около поперечных стенок в четвертом, считая от зрелого, СЭ над плазмодесмами располагаются профили цистерн ЭР. В следующем — третьем — СЭ поперечная стенка начинает утолщаться за счет вторичных отложений на участках между плазмодесмами. Места клеточных стенок, не заблокированные цистернами ЭР, открыты тем самым для контакта с пузырьками Гольджи (рис. 2, *А*). Каллозные пластинки вокруг плазмодесм становятся видны на очень ранних стадиях развития СЭ. Расширение каналов плазмодесм осуществляется на уровне первой безъядерной клетки (рис. 3, *Б*).

Структура боковой (продольной) стенки, характерная для зрелого СЭ, складывается в процессе дифференциации, начиная с момента вытягивания клетки в длину. В местах первичных поровых полей вокруг плазмодесм на ранних стадиях развития откладываются каллозные пластинки. В отличие от поперечных стенок, где каллоза откладывается с двух сторон, в продольных стенках отложение каллозы наблюдается только со стороны СЭ, а со стороны граничащих с СЭ клеток перицикла и клеток-спутников каллозные пластинки не откладываются. Последующее быстрое нарастание в толщину вторичных отложений клеточной стенки приводит к тому, что первичные поровые поля с плазмодесмами, окаймленными каллозой, в дифференцирующемся СЭ оказываются глубоко погруженными в толщу вторичной оболочки (рис. 2, *А*, *Б*), и поэтому внутренняя поверхность клеточной стенки и соответственно плазмалеммы имеет извилистые контуры. Наиболее активной органеллой в этот период развития является аппарат Гольджи. Диктиосомы отчленяют большое число мелких пузырьков, и их преимущественное скопление в периферической части клетки связано, по-видимому, с бурно идущим здесь процессом секреции веществ клеточной оболочки. Часто встречаются картины контактов пузырьков Гольджи с плазмалеммой, которые можно рассматривать как свидетельство включения мембран пузырьков в плазмалемму и секреции их содержимого в клеточную оболочку. При фиксации $KMnO_4$ вторичные отложения выделяются более темной окраской (рис. 2, *А*).

Дальнейшие преобразования структуры вторичных стенок и первичных поровых полей в плазмодесменные поля СЭ связаны, по-видимому, с тем, что после распада ядра и диктиосом заканчивается секреция веществ в клеточную стенку. Однако и после этого в последней имеют место определенные структурные перестройки (рис. 4, *А*, *Б*). В зрелых СЭ протофлоэмы боковые клеточные стенки более или менее однородны по всей длине, за исключением участков, в которых проходят плазмодесмы. В этих участках клеточная стенка подушкообразно утолщена со стороны клетки-спутника, эти места клеточной оболочки обычно более интенсивно окрашиваются. Часто в средней части утолщенного участка оболочки можно наблюдать расширения плазмодесм (срединные узелки), от которых к полости СЭ отходит одна плазмодесма, а к соседним клеткам — две или несколько. На протяжении всех этапов развития СЭ плазмодесмы, проходящие через первичные поровые поля, сообщаются с цитоплазмой СЭ.

Развитие ситовидного элемента метафлоэмы

СЭ метафлоэмы в корне ячменя отличается от протофлоэмного элемента по ряду признаков. Прежде всего это более крупная клетка с большим поперечным сечением и значительно большей длины. Из-за большой длины клеток — составных частей ситовидных трубок — очень трудно проследить на продольных срезах ряд клеток от меристемы до зрелого проводящего элемента. В связи с этим последовательность прохождения этапов дифференциации для этого компонента флоэмы приходится определять по косвенным признакам — сопоставляя структуру всего комплекса клеток флоэмы.

Сравнивая структуру клеток СЭ мета- и протофлоэмы на ранних этапах их дифференциации, мы отметили ряд различий, касающихся процесса дегенеративных изменений ядра и цитоплазмы, а также строения клеточных оболочек.

Метафлоэмный элемент на ранних этапах своей дифференциации можно узнать среди других прокамбиальных клеток только по характерным для проводящих элементов флоэмы пластидам, содержащим фибриллярные включения белка (рис. 4, *В*). По остальным характеристикам цитоплазмы — это типичная меристематическая клетка, обладающая большим числом свободных рибосом, узкими цистернами гранулярного ЭР. В большом числе встречаются в этой клетке митохондрии в типичной ортодоксальной форме (узкие немногочисленные кристы, просветленный матрикс). Ядро в недифференцированных клетках СЭ метафлоэмы содержит хроматин в конденсированной форме, обладает крупным ядрышком. Ядро претерпевает дегенеративные изменения на последних этапах дифференциации СЭ. При этом деструктивные изменения ядра осуществляются по иному типу, чем в протофлоэмном СЭ. Дальнейшая конденсация хроматина не наблюдается, а, напротив, происходит постепенное разрыхление (дисперсия) хроматиновых участков при равномерном распределении хроматина по всему объему ядра (рис. 5, *А* — см. вклейку). Ядерная оболочка образует контакты с цистернами ЭР, а местами обнаруживаются расширения перинуклеарного пространства (рис. 5, *Б*). В конце концов ядерная оболочка разрывается. Растяжение клетки, дающей начало СЭ метафлоэмы, сопровождается прогрессирующей вакуолизацией. По характеру вакуолизации метафлоэмный элемент отличается от элемента протофлоэмы, в котором, как указывалось выше, центральная вакуоль не развивается. В метафлоэмном элементе начало вакуолям дают компоненты ЭР. На ранних этапах дифференциации в клетках встречаются отдельные профили ЭР, потерявшие рибосомы и образующие локальные расширения. Цистерны ЭР окружают участки цитоплазмы, образуя цитосегресомы (рис. 4, *В*). На более продвинутой стадии расширенные цистерны ЭР образуют большое число вакуолей разных размеров; мелкие вакуоли постепенно сливаются с более крупными, а между крупными вакуолями возникают зоны просветленной цитоплазмы, лишенные крупных органелл и почти лишенные рибосом (рис. 6, *А* — см. вклейку). По-видимому, эти зоны следует рассматривать как потенциальный вакуолярный объем. В самом деле на несколько более поздних этапах дифференциации крупные вакуоли занимают практически всю центральную часть клетки, сближаясь друг с другом настолько, что их разделяют только очень узкие прослойки гомогенной цитоплазмы (рис. 6, *Б*). От этого состояния — только один шаг к образованию единой центральной вакуоли (рис. 7, *А* — см. вклейку). Описанный процесс вакуолизации сопровождается ростом клетки в длину, который продолжается и после образования центральной вакуоли. Оба главных компонента эндомембранной системы — ЭР и аппарат Гольджи — хорошо развиты.

Если превращения ЭР в развивающемся СЭ связаны главным образом с вакуолизацией, то активность аппарата Гольджи направлена на увеличение поверхности плазмалеммы и рост клеточной оболочки. При этом клеточная оболочка метафлоэмного элемента в отличие от протофлоэмного практически не изменяет своей структуры и толщины в продолжение всего роста. Однако интенсивное нарастание поверхности клетки, а следовательно, и общей протяженности клеточной оболочки требует синтеза большого количества материалов, включающихся в клеточную оболочку. Эти потребности обеспечиваются за счет достаточно интенсивного развития аппарата Гольджи.

Соотношение этих двух органелл (аппарата Гольджи и ЭР) на последних этапах дифференциации после образования центральной вакуоли изменяется. Диктиосомы, состоящие из небольшого числа цистерн, продолжают продуцировать пузырьки различных типов (мелкие с плотным центром и окаймленные пузырьки, а также крупные с тонкогранулярным содержимым) и по существу мало отличаются от диктиосом, присутствующих в данных клетках на более ранних стадиях развития (рис. 5, *Б*). Что же касается ЭР, то эта органелла сильно изменяется как в количественном, так и в качественном отношениях. Число гранулярных цистерн резко сокращается. Они большей частью группируются около ядра; что же касается агранулярного ЭР, то он представлен или в виде расширенных цистерн или фрагментируется на мелкие неправильной формы трубочки (рис. 7, *Б*). В зрелом СЭ метафлоэмы сохраняются только плазмалемма, митохондрии и одиночные цистерны ЭР.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности деструктивных изменений ядра и цитоплазмы

В литературе довольно детально обсуждается вопрос об изменении структуры ядра в ходе дифференциации СЭ. Показано, что у большинства изученных видов покрытосемянных и голосемянных растений функционально полноценные ядра в зрелых СЭ отсутствуют. Дегенеративные изменения в ядрах дифференцирующихся СЭ осуществляются двумя способами (Esau, 1969; Srivastava, 1975; Evert, 1977). Первый способ — хроматолизис — связан с постепенным распадом хроматинового содержимого и выходом продуктов распада в цитоплазму, просветлением нуклеоплазмы и, наконец, разрывом ядерной оболочки. Второй способ — пикнотическая дегенерация — характеризуется крайней степенью конденсации хроматина, собирающегося в плотные массы, расчленением ядра на лопасти и фрагментацией ядра.

Ядро в дифференцирующихся СЭ протофлоэмы в корне ячменя проходит весь путь дегенеративных изменений — до полного распада. На ранних стадиях развития конденсированный хроматин распределяется по всему объему ядра. На заключительных стадиях хроматин скапливается только в некоторых участках ядра, а бо́льшая часть объема последнего занята прозрачной нуклеоплазмой. При фрагментации от ядра могут отшнуровываться участки с хроматином или без него. Фрагментация и конечный автолиз ядра протекают, по-видимому, с участием цитоплазматических лизосом, роль которых в данном случае выполняют цистерны и пузырьки Гольджи или элементы ЭР. Ядрышко в процессе дифференциации постепенно уменьшается в размерах — до полного исчезновения на последних этапах дегенерации ядра (в период фрагментации). Ядерная оболочка, по-видимому, подвергается распаду, как и все мембранные структуры в центральной части клетки, на конечном этапе созревания СЭ. Следовательно, способ дегенеративных изменений ядра в СЭ протофлоэмы может быть отнесен к пикнотической дегенерации.

В метафлоэмных элементах ядро распадается путем хроматолизиса: наблюдаются постепенное уменьшение конденсации хроматина и освобождение ядра от хроматиновых компонентов. Напрашивается предположение, что пикнотическая дегенерация ядра отражает специфику дифференциации именно протофлоэмного элемента, обладающего в отличие от поздних элементов флоэмы значительно более коротким периодом развития. Однако в литературе наряду с данными, подкрепляющими это предположение, есть сведения, противоречащие ему. Так, это предположение, по нашему мнению, находится в соответствии с данными Walsh и Evert (1975), наблюдавшими распад ядра по пикнотическому пути в коротких СЭ поперечных жилок листьев и в анастомозирующих пучках цветоножек. Эти элементы, по-видимому, ближе по способу развития к протофлоэмным элементам. Довольно сходные изменения в дегенерирующем ядре описали также Esau и Gill (1973) для протофлоэмных элементов *Allium cepa*: хроматин по мере дифференциации СЭ становится аморфным и агрегируется, ядрышко исчезает и оболочка теряет свою непрерывность. Вместе с тем Esau и Gill (1972) на протофлоэме корня табака продемонстрировали типичный пример хроматолизиса — постепенного разрушения гетерохроматина и ядрышка с последующей деформацией и сплющиванием ядра. Таким образом, в протофлоэмных элементах у разных видов растений характер дегенеративных изменений в ядре при дифференциации СЭ различен и смысл этих различий пока не ясен. Наряду с различиями в способе деструктивных изменений ядра в прото- и метафлоэмных элементах отмечаются различия и в характере изменений структуры цитоплазмы. В протофлоэмных элементах на стадии фрагментации ядра остается еще много органелл, не затронутых автолитическими процессами и, что особенно показательно, — много свободных рибосом, заполняющих цитоплазму. Только полный распад ядра сопровождается исчезновением рибосом. Постоянная встречаемость картин локального автолиза цитоплазмы путем образования цитосегресом позволяет считать этот способ очищения полости СЭ от «избыточных» органелл ведущим. Однако действием одного этого механизма гидролиза цитоплазмы трудно объяснить одновременное разрушение всей массы рибосом, заполняющих полость клетки. Приходится допустить, что на известной стадии дифференциации (во время окончательного распада ядра) какая-то часть гидролитических ферментов распределена диффузно в цитоплазме СЭ; в первую очередь это может относиться к рибонуклеазам, разрушающим рибосомы.

Buvat (1968) в работе, посвященной дифференциации СЭ протофлоэмы ячменя, описал картины локального автолиза фрагментов цитоплазмы с участием элементов ЭР. Полости цистерн ЭР, окружающих участки цитоплазмы, были расширены, и автор интерпретирует эти расширения как вакуоли. В последней работе Buvat и Robert (1979) возвращаются к обсуждению вопроса о наличии эфемерных вакуолей в протофлоэмном элементе корня ячменя. Вакуоли образуются, согласно их точке зрения, в результате слияния пузырьков Гольджи и не достигают больших размеров. Кроме этого, приводятся картины типичных цитосегресом, возникающих при участии цистерн ЭР, окружающих часть цитоплазмы с органеллами и рибосомами. Эти цитосегресомы позже содержат остатки трудно узнаваемых органелл. Авторы ставят вопрос, не является ли нарушение нормального хода вакуолизации в протофлоэмном СЭ результатом стремительного протекания его онтогенеза? Buvat считает обилие диктиосом спецификой дифференцирующегося СЭ протофлоэмы; при этом утолщенные клеточные оболочки рассматриваются как результат секреторной деятельности аппарата Гольджи, а дегенерация (лизис) ядра и цитоплазмы — как результат его гидролитической активности. В нашей работе (Danilova, Telepova, 1978) также указывалось на эфемерный характер мелких вакуолей и на отсутствие настоящей центральной вакуоли в протофлоэмных элементах корня ячменя. Подчеркивалась также и повышенная активность аппарата Гольджи, связанная, на наш взгляд, прежде всего с синтезом вторичных отложений клеточной оболочки. Что же касается относительного значения ЭР и аппарата Гольджи в гидролитическом распаде ядра и цитоплазмы, то наличие в дегенерирующей клетке большого числа цитосегресом, явно связанных по своему происхождению с ЭР, позволяет приписывать последнему ведущую роль в этих процессах. Возможно, однако, что гидролитические ферменты, обнаруженные Buvat и Robert в пузырьках Гольджи, имеют решающее значение при глобальном автолизе цитоплазмы, происходящем на самом последнем этапе дифференциации СЭ протофлоэмы, когда его полость сразу очищается от всех рибосом и от всех остатков органелл, кроме постенно расположенных интактных цистерн ЭР, митохондрий и пластид. Кстати, в предыдущей работе мы отмечали, что одновременно с рибосомами исчезают и все компоненты аппарата Гольджи. В этом отношении метафлоэмный элемент существенно отличается от СЭ протофлоэмы. Прогрессирующая вакуолизация, наблюдаемая при созревании СЭ метафлоэмы, прямо или косвенно связанная с лизисом компонентов цитоплазмы, осуществляется на всех этапах вне всякого сомнения при преобладающем участии ЭР. Отмечено два основных способа формирования первичных вакуолей в СЭ метафлоэмы: 1) за счет расширения цистерн ЭР и 2) в результате образования цитосегресом с участием цистерн ЭР. Центральная вакуоль является результатом слияния первичных вакуолей.

Клеточные оболочки

Изменение структуры клеточных оболочек в процессе дифференциации СЭ обсуждалось неоднократно в ряде работ (см. обзоры Esau, 1969; Esau, Gill, 1972; Cronshaw, 1975). Структура клеточных оболочек СЭ протофлоэмы корня ячменя подробно освещалась в нашей предыдущей работе (Danilova, Telepova, 1978). Предметом обсуждения в данной статье служит наблюдаемое различие в структуре клеточных оболочек элементов прото- и метафлоэмы. В протофлоэмном элементе у ячменя в процессе дифференциации происходит значительное утолщение клеточных оболочек, формируются так называемые перламутровые стенки с неровными внутренними очертаниями. После распада ядра и цитоплазмы боковые клеточные стенки становятся тоньше и внутренний их контур выравнивается. СЭ метафлоэмы в процессе всего развития не формирует заметных перламутровых утолщений: клеточные стенки сохраняют более или менее одинаковую толщину и остаются равномерно электронноплотными. В предыдущей работе, обсуждая характер изменения структуры клеточных оболочек элементов протофлоэмы, мы высказали предположение, что перламутровые утолщения представляют собой своего рода запас материала клеточной оболочки, расходуемый в процессе дальнейшего растяжения СЭ.

Сравнение двух типов СЭ подкрепляет высказанную мысль. Начало дифференциации протофлоэмного элемента отмечается еще в зоне меристемы: он растягивается, в то время как соседние клетки делятся. Зрелый протофлоэмный СЭ мы находим в начале зоны растяжения, где он продолжает растягиваться и после разрушения ядра и распада основной массы цитоплазмы, следуя за растяжением соседних клеток. Таким образом, второй этап растяжения протекает в условиях практически полного прекращения синтетической активности клетки.

Метафлоэмный элемент на уровне первых зрелых элементов протофлоэмы еще не имеет центральной вакуоли и обнаруживает самые начальные признаки дифференциации. В зоне растяжения он вытягивается в направлении продольной оси корня, оставаясь еще полноценной клеткой с ядром и цитоплазмой; таким образом, растяжение СЭ метафлоэмы происходит как и у обычной паренхимной клетки, у которой толщина клеточных оболочек в процессе растяжения остается без изменения (Albersheim, 1975). В связи с этим у метафлоэмного элемента стадия перламутровых стенок отсутствует и клеточные оболочки сохраняют одинаковую толщину в течение всего периода развития. Ранее мы предположили (Danilova, Telepova, 1978), что в структурной перестройке клеточной оболочки СЭ протофлоэмы при его растяжении после разрушения ядра принимает участие пристенный стопочный ЭР. В пользу этого предположения говорит и отсутствие стопочного ЭР в метафлоэмном элементе, не проходящем подобного этапа растяжения с изменением структуры клеточной оболочки.

Отмеченное различие в структуре клеточных оболочек прото- и метафлоэмных элементов в одном и том же органе растения, находящее свое объяснение в общих закономерностях дифференциации тканей, лишний раз подчеркивает необходимость сравнительного изучения различных элементов флоэмы в их развитии. Это особенно важно при использовании данных ультраструктуры для обсуждения проблемы функционирования флоэмы как проводящей ткани.

ЛИТЕРАТУРА

Данилова М. Ф., Телепова М. Н. (1979). Два типа дифференциации ситовидных элементов в корне ячменя. В кн.: XI Всес. конф. по электронной микроскопии, II. М. — Лебский В. К., Телепова М. Н. (1976). Фиксация растительных тканей с применением таннина для изучения в электронном микроскопе. В кн.: Бюл. Всес. науч.-иссл. инст. сельскохоз. микробиол., 18, 3. Л. — Albersheim P. (1975). The walls of growing plant cells. Sci. Amer., 232 (4). — Buvat R. (1968). Différention des cellules criblées du protophloéme dans les jeunes racines d'orge

(*Hordeum sativum*). C. R. Acad. Sci. (Paris), 267 (4). — Buvat R., Robert G. (1979). Activités golgiennes et origine des vacuoles dans les cellules criblées du protophloéme de la racine de l'orge (*Hordeum sativum*). Ann. Sci. Natur. Bot. Paris, 13 sér., 1. — Cronschaw J. (1975). Sieve element cell wall. In: Phloem transport, 4. — Danilova M. F., Telepova M. N. (1978). Differentiation of protophloem sieve elements in seedling roots in *Hordeum vulgare*. Phytomorphology, 28 (4). — Esau K. (1969). The phloem. Encyclopedia of plant anatomy, 5, 2. — Esau K. (1978). Developmental features of the primary phloemi in *Phaseolus vulgaris* L. Ann. Bot., 42 (177). — Esau K., Gill R. H. (1972). Nucleus and endoplasmic reticulum in differentiating root protophloem of *Nicotiana tabacum*. J. Ultrastruct. Res., 41. — Esau K., Gill R. H. (1973). Correlations in differentiation of protophloem sieve elements of *Allium cepa* root. J. Ultrastr. Res., 44. — Evert R. F. (1977). Phloem structure and histochemistry. Ann. Rev. Plant Physiol., 28. — Evert R. F., Eschrich W., Eichhorn S. E. (1971). Sieve-plate pores in leaf veins of *Hordeum vulgare*. Planta (Berl.), 100. — Melaragno J. E., Walsh M. A. (1976). Ultrastructural features of developing sieve elements in *Lemna minor* L. The protoplast. Amer. J. Bot., 63 (8). — Mizuhira V., Futaesaku G. (1972). New fixation for biological membranes using tannic acids. Acta Histochem. Cytochem., 5 (4). — Srivastava L. M. (1975). Structure and differentiation of sieve elements in Angiosperms and Gimnosperms. In: Phloem transport, 4. — Walsh M. A., Evert R. F. (1975). Ultrastructure of metaphloem sieve elements in *Zea mays*. Protoplasma, 83 (4). — Walsh M. A., Melaragno J. E. (1976). Ultrastructural features of developing sieve elements in *Lemna minor* L. Sieve plate and lateral sieve areas. Amer. J. Bot., 63 (9).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VII 1980.

SUMMARY

One of the main characteristics of differentiated protophloem sieve elements is the nacreous cell walls. Their formation takes place before the destruction of nucleus and other cell organelles. The Golgi apparatus is very active at this stage of the sieve element development. The type of degenerative changes of nucleus in protophloem sieve elements can be regarded as picnotic degeneration. The nucleus becomes lobed and disintegrates into separate fragments. Chromatin appears as compact clumps only in some areas of nuclear volume. The nuclear envelope is associated with Golgi and ER elements. All nuclear fragments disappear in the mature sieve elements. Degenerative changes in the nucleus are accompanied by destructive transformation of the cytoplasme. At the stage of nuclear fragmentation many organelles still remain unaffected by autolytic processes. The central vacuole is not formed in these cells. Autolytic vacuoles may be observed at places of autolysed nuclear fragments and cytoplasmic organelles. The membranes of such vacuoles disintegrate simultaneously with the dissappearance of organelles in the central part of the sieve element lumen. No vacuoles are present in the mature protophloem sieve element. The cell walls of metaphloem elements are practically devoid of nacreous depositions. There is the difference between proto- and metaphloem elements in the manner of nucleus degeneration. The breakdown of metaphloem nucleus involves the disappearance of chromatic content (chromatolysis). In the differentiated metaphloem sieve element the central vacuole is formed. ER takes part in the vacuolization of this type of the sieve element.

УДК 581.821.1

М. А. Баранова

О ЛАТЕРОЦИТНОМ ТИПЕ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА У ЦВЕТКОВЫХ

M. A. BARANOVA. ON THE LATEROCYTIC TYPE OF THE STOMATAL APPARATUS IN *ANGIOSPERMAE*

Рассматривается латероцитный тип устьичного аппарата, установление которого дает возможность более тонкого анализа устьиц цветковых, что особенно важно для определения родственных связей между семействами и таксонами более низкого ранга.

Изучение устьичного аппарата 18 видов, относящихся к 15 родам *Hamamelidaceae*, показало, что, помимо аномоцитных, парацитных и энциклоцитных устьиц, известных раньше у представителей этого семейства, у некоторых родов (*Dicoryphe*, *Exbucklandia* и др.) встречаются латероцитные устьица. Исключительно латероцитный стоматотип отмечается у *Barbeya oleoides* (*Barbeyaceae*) и четырех исследованных видов *Balanops* (*Balanopaceae*). Латероцитные устьица обнаружены также у родов *Kadsura* и *Schisandra* из сем. *Schisandraceae* наряду с парацитными, указываемыми ранее.

В последнее время общепринятой классификацией морфологических типов устьичного аппарата является классификация, разработанная Van Cotthem (1970). Она включает 15 типов устьиц — 4 классических типа С. Metcalfe и L. Chalk (1950): аномоцитный, анизоцитный, парацитный и диацитный; актиноцитный тип, предложенный также этими авторами (Metcalfe, Chalk, 1950); энциклоцитный тип, установленный А. Я. Штромберг (1956), известный также как циклоцитный тип (Stace, 1965a); тетрацитный тип, описанный С. Metcalfe (1961), и 8 типов, установленных Van Cotthem (1970), — гипоцитный, перицитный, десмоцитный, полоцитный, ставроцитный, гексацитный, эпицитный и гемипарицитный. Однако гексацитный тип, как отмечает Van Cotthem, можно рассматривать как разновидность тетрацитного типа — с дополнительной парой латеральных побочных клеток, а гипоцитный и эпицитный типы стали позднее им классифицироваться как подтипы диацитного типа (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973 : 114). Таким образом, классификационная таблица сейчас включает 12 типов устьичного аппарата. Как отмечалось Н. Solereder (1908 : 1079) в «Систематической анатомии двудольных», «разграничение типов устьиц (и выделение новых) представляет задачу, далекую от завершения (к тому времени были известны 4 типа устьичного аппарата. — *М. Б.*), и решение этой задачи имеет большое значение в связи с естественной системой классификации». Несмотря на то что с тех пор было установлено около десятка новых типов устьиц, Van Cotthem предусматривает возможность введения в классификационную таблицу новых стоматотипов, которые могут быть обнаружены у менее изученных в стоматографическом отношении групп. Значительный интерес в этой связи представляет ряд семейств цветковых растений, у которых устьица не были отнесены Metcalfe и Chalk (1950) ни к одному из известных в то время типов устьичного аппарата, а рассматривались ими как «особые» типы. В результате исследования некоторых из этих семейств Van Cotthem (1971) они нашли свое место в его классификационной таблице. Для сем. *Celastraceae* он указывает анизоцитный, аномоцитный, парацитный и энциклоцитный стоматотипы. Однако, проведя обширное стоматографическое исследование сем. *Celastraceae*, группа голландских авторов (Den Hartog, Baas, 1978), помимо перечисленных типов устьиц, обнаружила у многих представителей сем. *Celastraceae* новый тип расположения побочных клеток, названный ими латероцитным. Латероцитный устьичный аппарат определяется авторами как устьице с тремя или более побочными клетками, расположенными по латеральным сторонам замыкающих клеток; антиклинальные стенки отделяют побочные клетки, радиально расходящиеся от замыкающих клеток. По данным Den Hartog и Baas (1978) и по моим собственным наблюдениям (Баранова, 1980), латероцитные устьица близки к энциклоцитному типу устьичного аппарата: они также окружены, хотя и не полностью, кольцом побочных клеток, которое как бы разорвано на полюсах: на полюсах к замыкающим клеткам примыкают неспециализированные (соседние) клетки эпидермы. В то же время эти неизмененные полярные клетки сближают латероцитный тип с аномоцитным типом устьичного аппарата. Аномоцитные устьица, как известно, «окружены ограниченным числом клеток, не отличающихся размерами или формой от остальных клеток эпидермы» (Metcalfe, Chalk, 1950 : XV). В определении аномоцитного типа не указывается характера расположения окружающих устьице клеток, что является одним из основных признаков, положенных в основу классификации устьиц. В связи с этим аномоцитный тип не является таким же четко очерченным, как другие типы устьичного аппарата: в пределах этого типа можно наблюдать различную организацию клеток, соседних с устьицами; таким образом, аномоцитный тип представляет собой соединение различных типов или подтипов устьичного аппарата. Во «Введении» к своей книге C. Metcalfe и L. Chalk (1950 : XV), предлагая новые термины для известных к тому времени типов устьиц, отмечают, что «ранункулоидные, или аномоцитные, устьица включают ряд типов, для которых будущее исследование, вероятно, обеспечит более удовлетворительную классификацию». Они делают в этом направлении первый шаг, устанавливая актиноцитный тип устьичного аппарата, который определяют как «устьице, окруженное кольцом радиально вытянутых клеток». Позднее был выделен энциклоцитный (Штромберг, 1956), или циклоцитный (Stace, 1965a), тип устьиц, который характеризуется узким кольцом из четырех или более побочных клеток, окружающих устьице. Оба типа — актиноцитный и энциклоцитный — рассматриваются C. Stace (1965a : 48) как простые модификации аномоцитного типа. В некоторых случаях трудно разграничить аномоцитные и энциклоцитные устьица, когда, как, например, у *Ascarinopsis* (*Chloranthaceae*), кольцо окружающих устьице клеток не является четко выраженным. Латероцитный устьичный аппарат, возникший также в результате специализации аномоцитного типа, включает в себя как элементы аномоцитного типа — неспециализированные полярные клетки, так и элементы энциклоцитного типа — латеральные побочные клетки.

К началу работы над этой статьей латероцитный устьичный аппарат был обнаружен в следующих группах цветковых растений — *Celastraceae* (Den Hartog, Baas, 1978), *Icacinaceae* [1] (Den Hartog, Baas, 1978), *Buxaceae* [2] (Den Hartog, Baas, 1978; Баранова, 1980), *Trochodendraceae* и *Tetracentraceae* (Баранова, 1980). До установления латероцитного типа устьичный аппарат *Trochodendron* и *Tetracentron* рассматривался как «особый» тип (Metcalfe, Chalk, 1950; Baranova, 1972), или с некоторыми оговорками его относили к аномоцитному типу (Bondeson, 1952; Baranova, 1972). Кроме того, почти одновременно с установлением латероцитного типа этот же тип устьичного аппарата был обнаружен D. Brett (1979) на листьях платана. Бретт не мог знать работы голландских авторов и предложил для обозначения обнаруженного им типа устьиц новый термин — плейопарацитный, который, по моему мнению, является не совсем удачным (Баранова, 1980).

---

[1] Ранее эти устьица рассматривались P. Baas (1974) как промежуточные между энциклоцитными и парацитными.

[2] В пределах сем. *Buxaceae* латероцитные устьица отмечались у всех родов, за исключением рода *Notobuxus*, устьичный аппарат которого до сих пор не был исследован. Изучение полученного сейчас *Notobuxus acuminata* (Gilg) Hutch. показало, что у *Notobuxus* также латероцитный стоматотип, у *N. acuminata* — с (2) 3—5 побочными клетками (рис. 4, *1* — см. вклейку). Побочные клетки располагаются следующим образом: по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2), две — с одной стороны и одна — с другой (2+1), две — с одной стороны и три — с другой (2+3), реже три — с одной стороны и одна — с другой (3+1), и очень редко по одной — с каждой стороны (1+1), т. е. парацитные устьица.

Вслед за I. Vesque (1889) некоторые ученые рассматривают устьица только как хороший диагностический признак и недооценивают таксономического значения типа устьичного аппарата (Tomlinson, 1969 : 390). В то же время в некоторых случаях придавалось слишком большое значение развитию устьиц как таксономическому признаку, что было отмечено мною ранее (Баранова, 1975). Однако, как показывают многочисленные исследования устьиц цветковых растений (Stebbins, Khush, 1961; Watson, 1962, 1964; Stace, 1965b, 1966; Baranova, 1972; Den Hartog, Baas, 1978), а также сравнительно-морфологическое изучение устьиц папоротников, проведенное в последнее время Van Cotthem (1970 : 239), «тип взрослых устьиц имеет не только диагностическую ценность, но во многих случаях может быть использован как указатель естественного таксономического родства». Именно поэтому присутствие латероцитного типа устьичного аппарата в таких группах, как *Platanaceae*, *Trochodendraceae* и *Tetracentraceae*, позволяет предполагать, что он может быть обнаружен в сем. *Hamamelidaceae* и некоторых других сближаемых с *Hamamelidaceae* семействах. По предложению А. Л. Тахтаджяна, в системе которого все перечисленные семейства располагаются близко друг к другу, было предпринято стоматографическое исследование сем. *Hamamelidaceae*, а также монотипных семейств *Balanopaceae* и *Barbeyaceae*.

Материал и методы исследования

Были изучены 18 видов сем. *Hamamelidaceae*, относящихся к 15 родам (по одному виду родов: *Exbucklandia*, *Tetrathyrium*, *Mytilaria*, *Embolanthera*, *Ostrearia*, *Matudea*, *Rhodoleia*, *Distyliopsis*, *Eustigma*, *Fothergilla*; по два вида родов: *Dicoryphe*, *Distylium*, *Sycopsis*, *Altingia*). Также были исследованы четыре вида *Balanops* (сем. *Balanopaceae*) и один вид *Barbeya* — *B. oleoides* Schweinf., составляющий сем. *Barbeyaceae*. Кроме того, изучались три вида *Kadsura* и один вид *Schisandra* (сем. *Schisandraceae*) и один вид *Notobuxus* из сем. *Buxaceae*.

Для исследования был использован материал из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР; материал по роду *Dicoryphe*, а также родам *Embolanthera* и *Mytilaria* был любезно предоставлен Н. Т. Скворцовой, а материал по роду *Notobuxus* — Н. Н. Арнаутовым. Им обоим я выражаю искреннюю благодарность.

Стоматографические препараты были получены с помощью метода мацерации. Для мацерации брали кусочек листа из средней части пластинки. В качестве мацерирующей жидкости использовалась смесь равных объемов 10%-й хромовой и концентрированной азотной кислот, предложенная C. Stace (1965a). Полученные в результате мацерации кутикулярные мембраны после соответствующей обработки окрашивали раствором судана IV в 70%-м спирте или сафранином и заключали в глицерин с желатиной. Одновременно неокрашенные кутикулярные мембраны наклеивали на столики для изучения их с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Результаты исследования и их обсуждение

Hamamelidaceae

Наиболее полная информация об эпидермальных признаках *Hamamelidaceae* содержится в работах Н. Т. Скворцовой (1960, 1975). По ее данным, в сем. *Hamamelidaceae* встречаются аномоцитные, парацитные и энциклоцитные устьица. Проведенное нами исследование показало, что, помимо указанных типов устьичного аппарата, у некоторых родов (*Dicoryphe*, *Exbucklandia* (рис. 1, *1—4* — см. вклейку), *Embolanthera* и др.) встречается латероцитный тип. У рода *Dicoryphe* в пределах одного вида (*D. laurina* Baill., рис. 1, *1*, *2*; 2, *2* — см. вклейку) и *D. lanceolata* Tur. (рис. 1, *3*) и *Embolanthera glabrescens* Li) латероцитные устьица обнаружены вместе с парацитными, причем парацитные устьица преобладают, а у *Exbucklandia populnea* (R. Br.) R. W. Br. (рис. 1, *4*) латероцитные устьица встречаются вместе с энциклоцитными и промежуточными между ними — не вполне энциклоцитными устьицами. У *Dicoryphe laurina* и *D. lanceolata* наблюдается несколько вариантов расположения латеральных побочных клеток: две — с одной стороны замыкающих клеток и одна — с другой (2+1); по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2), три — с одной стороны и одна — с другой (3+1); две — с одной стороны и три с другой (2+3); по три — с каждой стороны (3+3). У *Embolanthera glabrescens* побочные клетки располагаются у латероцитных устьиц по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2) или две — с одной стороны и одна — с другой (2+1). У *Exbucklandia populnea* (рис. 1, *4*) побочные клетки у латероцитных устьиц располагаются следующим образом: по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2); по три — (3+3) или две — с одной стороны и три — с другой (2+3). Реже латероцитный устьичный комплекс наблюдается у *Distyliopsis dunnii* (Hemsl.) P. Endress и *Distylium racemosum* Siebold et Zucc. наряду с явно преобладающими у этих таксонов парацитными устьицами. Латеральные побочные клетки располагаются у *Distyliopsis dunnii* по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2), две —с одной стороны и одна — с другой (2+1) и две — с одной стороны и три — с другой (2+3). У *Distylium racemosum* наблюдаются две побочные клетки с одной стороны и две или три — с другой (2+2) или (2+3).

Balanopaceae

У рода *Balanops*, по данным Metcalfe и Chalk (1950), аномоцитный устьичный комплекс. Однако у всех четырех исследованных мною видов рода *Balanops* — *B. australiana* F. Muell. (рис. 3, *4*— см. вклейку), *B. balansae* Baill. (рис. 3, *5*), *B. microstachya* Baill. (рис. 3, *3*) и *B. oliviformis* Baill. (рис. 2, *1*; 3, *2*) основным типом устьичного аппарата является латероцитный, который к тому же является единственным у *B. australiana*, *B. balansae* и *B. microstachya*. У *B. oliviformis* наряду с явно преобладающими латероцитными устьицами иногда встречаются энциклоцитные и не вполне энциклоцитные устьица (рис. 3, *2*). У *B. australiana*, *B. balansae* и *B. microstachya* одинаковое расположение латеральных побочных клеток: по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2); две — с одной стороны замыкающих клеток и три — с другой (2+3); по три — с каждой стороны (3+3). У *B. oliviformis*, помимо отмеченных вариантов расположения побочных клеток (2+2), (2+3), они располагаются как (1+2) или (1+3). У *B. australiana* и особенно *B. balansae* толстостенные побочные клетки выглядят очень узкими, что, очевидно, связано с тем, что они погружены под замыкающими клетками устьиц и соседними клетками эпидермы. В целом латероцитный устьичный комплекс *Balanops* (особенно у *B. oliviformis* и *B. microstachya* — рис. 3, *2*, *3*) напоминает латероцитные устьица

Trochodendron (рис. 4, *5*) не только расположением побочных клеток, но и мощно развитыми внешними устьичными выступами, занимающими большую часть замыкающих клеток.

Barbeyaceae

У *Barbeya oleoides* (рис. 1, *5*) так же, как у видов *Balanops*, латероцитный тип устьичного аппарата. Встречаются несколько вариантов расположения побочных клеток: две — с одной стороны замыкающих клеток и три — с другой (2+3); по три — с каждой стороны (3+3) и три — с одной стороны замыкающих клеток и четыре — с другой (3+4).

Schisandraceae

При проведении стоматографического исследования сем. *Magnoliaceae* и некоторых близких семейств мною были сделаны стоматографические препараты трех видов *Kadsura* — *K. scandens* (Blume) Blume, *K. heteroclita* (Roxb.) Craib, *K. japonica* (L.) Dunal и одного вида *Schisandra* — *S. chinensis* (Turcz.) Baill. (сем. *Schisandraceae*). Устьица этого семейства были отнесены Metcalfe и Chalk (1950) к «особому» типу. Некоторые сведения об организации устьичного комплекса *Schisandra* и *Kadsura* содержатся в работах H. Rao (1939), I. Bailey и C. Nast (1948), S. Jalan (1962). Авторы отмечают большое разнообразие в форме, числе и расположении побочных клеток устьичного аппарата в пределах одного листа, при этом окружающие устьица клетки определяются ими как побочные, а не как обычные эпидермальные клетки. Как на один из вариантов расположения побочных клеток указывается на присутствие парацитного типа устьичной организации. Van Cotthem (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973) относит устьица *Schisandra* к аперигенному типу, хотя более точно, следуя его терминологии, многие устьица *Schisandra*, по-видимому, следует рассматривать как полиперигенные. Интересно, что к этому же типу Ван Коттем относит и устьица *Celastraceae*, впоследствии классифицируемые как латероцитные (Den Hartog, Baas, 1978).

Изучение стоматографических препаратов *Kadsura scandens*, *K. heteroclita*, *K. japonica* и *Schisandra chinensis*, а также рисунков *K. coccinea* (Lem.) A. C. Sm. (Bailey, Nast, 1948, Pl. V, *18*, *19*) и рисунков *K. heteroclita* и *K. scandens*, выполненных H. Rao (1939, рис. 102, 104), привело меня к выводу, что у этих видов *Kadsura* и *Schisandra* наряду с парацитными часто встречаются латероцитные устьица. Интересно, что некоторые авторы указывали на погруженное положение побочных клеток и перекрывание их замыкающими у *Kadsura* (Bailey, Nast, 1948) — признак, часто связанный с латероцитной организацией устьичного аппарата, как отмечалось ранее (Баранова, 1980) (рис. 3, *1*). В то же время этот признак, как обычно считается, имеет значительную таксономическую ценность: по наблюдениям индийских авторов D. Pant и K. Gupta (1966) и моим наблюдениям (Baranova, 1972), перекрывание замыкающими клетками побочных в разной степени характеризует сем. *Magnoliaceae* и близкие или сближаемые с ним семейства — *Winteraceae*, *Himantandraceae*, *Trochodendraceae*, *Tetracentraceae*, *Illiciaceae*, *Schisandraceae*.

У латероцитных устьиц *Kadsura scandens* и *K. heteroclita* (рис. 1, *6*) побочные клетки располагаются следующим образом: по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2); одна — с одной стороны и две — с другой (1+2); одна — с одной стороны и 3 — с другой (1+3); у *K. japonica* (рис. 4, *3*, *4*) наблюдаются первые два варианта расположения побочных клеток. У *Schisandra chinensis* (рис. 4, *2*) побочные клетки располагаются (1+2), (2+2), (2+3), реже — (1+3), иногда — (1+4), (2+4).

Установление латероцитного типа дает возможность прежде всего конкретизировать определение устьичного аппарата в тех случаях, когда устьица невозможно отнести ни к одному из известных типов, и некоторые авторы классифицируют их как «особый» тип, как, например, устьица *Trochodendron* и *Tetracentron* (Bailey, Nast, 1945; Metcalfe, Chalk, 1950; Baranova, 1972), *Schisandra* и *Kadsura* (Bailey, Nast, 1948; Metcalfe, Chalk, 1950; Jalan, 1962).

Кроме того, в результате установления латероцитного типа стало возможным уточнить и отнести к латероцитному типу устьица, определяемые как переходные между различными типами. Это тем более важно, что формы, переходные между различными типами устьиц, иногда трактуются неоднозначно. Так, Van Cotthem, классифицируя устьичный аппарат *Trochodendron* как аномо-мезоперигенный [3] (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973 : 92), рассматривает многие устьица *Trochodendron* как переходные между аномоцитным и энциклоцитным типом (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973 : 120). Однако формы, переходные между аномоцитными и энциклоцитными устьицами, могут интерпретироваться различно: во-первых, это устьичный комплекс, включающий как элементы энциклоцитного типа — латеральные побочные клетки, так и элементы аномоцитного типа — полярные неизмененные эпидермальные клетки, т. е. латероцитные устьица, что и имел в виду Van Cotthem под переходными формами, и, во-вторых, это устьица, у которых замыкающие клетки окружены кольцом клеток, недостаточно четко отличающихся от остальных клеток эпидермы. Именно так определяют устьица, переходные между аномоцитными и энциклоцитными, голландские авторы (Staveren van, Baas, 1973 : 331): «устьица с побочными клетками такого же размера, как неспециализированные клетки, но с отличающимися кутикулярными признаками трактуются как переходные между аномоцитными и циклоцитными». Вполне соответствуют такому пониманию переходных между аномоцитными и энциклоцитными устьица *Ascarinopsis*.

Как латероцитные рассматриваются теперь также устьица некоторых представителей *Icacinaceae* (Den Hartog, Baas, 1978), классифицируемые ранее как промежуточные между энциклоцитными и парацитными (Baas, 1974).

Наконец, к латероцитному типу относятся устьица ряда таксонов, которые ранее ошибочно включались в другие типы устьичного аппарата, главным образом энциклоцитный и аномоцитный. Так, устьица некоторых представителей *Buxaceae* (*Sarcococca*, *Pachysandra*), рассматриваемые Van Cotthem (1971) исключительно как энциклоцитные, в действительности только частично относятся к энциклоцитному типу: значительная часть устьиц принадлежит к латероцитному типу (Den Hartog, Baas, 1978; Баранова, 1980). Устьица платана, идентифицируемые одними авторами как аномоцитные — «устьица окружены многочисленными неспециализированными эпидермальными клетками» (Metcalfe, Chalk, 1950 : 1279), а другими — как энциклоцитные (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973), на самом деле являются латероцитными, или, как их определяет D. Brett (1979), плейопарацитными. Латероцитные устьица *Balanopaceae* рассматривались как аномоцитные (Metcalfe, Chalk, 1950). Как латероцитные классифицируются теперь также устьица некоторых представителей *Celastraceae* (Den Hartog, Baas, 1978), рассматриваемые ранее как энциклоцитные (Jansen, Baas, 1973). Таким образом, установление латероцитного типа устьичного аппарата дает возможность более тонкого анализа устьиц цветковых.

---

[3] Следуя новой онтогенетической классификации типов устьиц, предложенной R. Stevens и E. Martin (1978), устьичный аппарат *Trochodendron*, по-видимому, следует отнести к гемиперигенной (hemiperigenous) категории. Английские авторы провели четкое разграничение соседних и побочных клеток, которого не было в предыдущих классификациях при интерпретации перигенных и мезоперигенных типов устьиц. Побочные клетки также дифференцируются на мезогенные и перигенные. К известным терминам, определяющим основные онтогенетические типы — мезогенный, мезоперигенный и перигенный, Stevens и Martin предлагают добавить префиксы «эу-» («eu-») и «геми-» («hemi-») в зависимости от того, окружено ли устьице полностью побочными клетками (префикс «эу-») или частично побочными и частично соседними клетками (префикс «геми-»). Устьица *Trochodendron* окружены латеральными побочными клетками, которые, вероятно, можно рассматривать как перигенные исходя из описания онтогении, сделанного W. Bondeson (1952), и соседними клетками, расположенными на полюсах. Поэтому устьичный комплекс *Trochodendron* можно классифицировать как гемиперигенный.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. А. (1975). Классификация онтогенетических типов устьиц (к выходу в свет публикации Фринс-Классенса и Ван Коттема). Бот. ж., 60, 2. — Баранова М. А. (1980). Сравнительно-стоматографическое исследование сем. *Buxaceae* и *Simmondsiaceae*. В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л. — Скворцова Н. Т. (1960). Строение эпидермиса у представителей сем. *Hamamelidaceae*. Бот. ж., 45, 5. — Скворцова Н. Т. (1975). Сравнительно-морфологическое изучение представителей сем. *Hamamelidaceae* R. Br. и их филогенетические связи. В кн.: Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л. — Штромберг А. Я. (1956). К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений. Сб. Тр. Тбилис. н.-и. хим.-фарм. инст., VIII. — Baas P. (1974). Stomatal types in *Icacinaceae*. Additional observations on genera outside Malesia. Acta Bot. Neerl., 23, 3. — Bailey I. W., Nast C. G. (1945). Morphology and relationships of *Trochodendron* and *Tetracentron*. I. Stem and leaf. J. Arn. Arbor., 26. — Bailey I. W., Nast C. G. (1948). Morphology and relationships of *Illicium*, *Schisandra* and *Kadsura*. I. Stem and leaf. J. Arn. Arbor., 29. — Baranova M. (1972). Systematic anatomy of the leaf epidermis in the *Magnoliaceae* and some related families. Taxon, 21, 4. — Bondeson W. (1952). Entwicklungsgeschihte und Bau der Spaltöffnungen bei den Gattungen *Trochodendron* Sieb. et Zucc., *Tetracentron* Oliv. und *Drimys* J. R. et G. Forst. Acta Hort. Berg., 16, 5. — Brett D. W. (1979). Ontogeny and classification of the stomatal complex of *Platanus* L. Ann. Bot., 44. — Cotthem W. R. J. van. (1970). A classification of stomatal types. Bot. J. Linn. Soc. (London), 63, 3. — Cotthem W. R. J. van. (1971). Vergleichende morphologische studien über stomata und eine neue Klassifikation ihrer typen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 84, 3/4. — Den Hartog R. M., Baas P. (1978). Epidermal characters of the *Celastraceae* sensu lato. Acta Bot. Neerl., 27, 5/6. — Fryns-Claessens E., Cotthem W. van. (1973). A new classification of the ontogenetic types of stomata. Bot. Rev., 39, 1. — Jalan S. (1962). The ontogeny of stomata in *Schisandra grandiflora* Hook. f. and Thoms. Phytomorphology, 12. — Jansen W. T., Baas P. (1973). Comparative leaf anatomy of *Kokoona* and *Lophopetalum* (*Celastraceae*). Blumea, 21. — Metcalfe C. R. (1961). The anatomical approach to systematics. General introduction with special reference to recent work on monocotyledons. Recent advances in botany. — Metcalfe C. R., Chalk L. (1950). Anatomy of the dicotyledons. — Pant D. D., Gupta K. L. (1966). Development of stomata and foliar structure of some *Magnoliaceae*. J. Linn. Soc. Bot. (London), 59. — Rao H. S. (1939). Cuticular studies of *Magnoliales*. Proc. Ind. Acad. Sci. (Biol.), 9. — Solereder H. (1908). Systematic anatomy of the dicotyledons. — Stace C. A. (1965a). Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bul. Brit. Mus. (Nat. History), 4, 1. — Stace C. A. (1965b). The significance of the leaf epidermis in the taxonomy of the *Combretaceae*. I. A general review of tribal, generic and specific characters. J. Linn. Soc. Bot. (London), 59. — Stace C. A. (1966). The use of epidermal characters in phylogenetic considerations. New Phytol., 65. — Staveren M. G. C. van, Baas P. (1973). Epidermal leaf characters of the Malesian *Icacinaceae*. Acta Bot. Neerl., 22, 4. — Stebbins G. L., Khush G. S. (1961). Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. Am. J. Bot., 48. — Stevens R. A., Martin E. S. (1978). A new ontogenetic classification of stomatal types. Bot. J. Linn. Soc. (London), 77, 1. — Tomlinson P. B. (1969). Anatomy of the monocotyledons. III. *Commelinales—Zingiberales*. Oxford. — Vesque I. (1889). De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. Bul. Soc. bot. Fr., 36. — Watson L. (1962). Taxonomic significance of stomatal distribution and morphology in *Epacridaceae*. New Phytol., 61. — Watson L. (1964). The taxonomic significance of certain anatomical variations among *Ericaceae*. J. Linn. Soc. (Bot.), 59.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VI 1980.

SUMMARY

The segregation of the laterocytic type of the stomatal apparatus enables to analyse the stomata of the angiosperms in detail and with more certainty establish the phylogenetic interrelations between different taxa.

The stomatal apparatus of 18 species belonging to 15 genera of the *Hamamelidaceae* has been studied. In addition to the anomocytic, paracytic, and encyclocytic stomatal types encountered in the *Hamamelidaceae* (Skvortsova, 1960, 1975) laterocytic stomata are recorded in some genera, notably *Dicoryphe* and *Exbucklandia*, for the first time. They occur together with paracytic or encyclocytic stomata. The laterocytic stomata are the main stomatotype in *Barbeya* (*Barbeyaceae*) and 4 species of *Balanops* (*Balanopacae*) studied. Laterocytic stomata are found in the leaves of *Kadsura* and *Schisandra* (*Schisandraceae*) alongside with the paracytic type.

УДК 561 (571.61)

В. В. Федотов

О ФЛОРЕ РАЙЧИХИ ИЗ ЭОЦЕНА АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

V. V. FEDOTOV. ON RAITCHIHA FLORA FROM THE EOCENE OF THE AMUR REGION

Флора Райчихи, по нашим данным, лесная мезофильная широколиственная, преимущественно листопадная, но со значительным участием вечнозеленых элементов и примесью хвойных. Сводный список флоры, составленный на основании большой коллекции (более 2000 образцов) с использованием отчасти пересмотренных данных А. Н. Криштофовича (1946, 1952) и Т. Н. Байковской (1950), включает 96 видов, из них 78 видов впервые приведены нами для флоры, установлены также 25 новых видов и 1 новый род. Среди древесных двудольных 45.6% видов с цельнокрайными листьями. Происхождение флоры Райчихи связано, на наш взгляд, со смещением к северу границы зоны субтропической растительности. В ботанико-географическом отношении эта флора входит в особый фитохорион теплоумеренной Восточноазиатской третичной области.

Флора Райчихи (ископаемые остатки листьев и других частей растений происходят из песчано-глинистой толщи райчихинской свиты, залегающей на водоразделе рек Райчиха, Кивда и Тюкан в окрестностях г. Райчихинска в Амурской обл.) стала широко известна благодаря работам А. Н. Криштофовича (1946, 1952) и Т. Н. Байковской (1950). Полное или почти полное отсутствие в составе исследованных коллекций таких характерных и обычных родов третичных флор Северной Азии, как *Populus*, *Fagus*, *Juglans*, *Carpinus*, *Corylus*, *Liquidambar*, *Acer*, *Tilia*, *Trapa*, позволило Криштофовичу и Байковской представить флору Райчихи как особое звено в цепи развития дальневосточных третичных флор. Этому способствовали также преобладание в их сборах узколистных и мелколистных форм и отсутствие хвойных. Флористические связи этой флоры были едва намечены. Указывалось на некоторую преемственность ее от позднемеловой цагаянской флоры (Криштофович, 1946, 1952; Байковская, 1950, 1956). Обращалось внимание на то, что по общему облику флора Райчихи сходна с флорой Ратон из палеоцена Северной Америки. Более отчетливая связь рассматриваемой флоры установлена с современными флорами Японии и Китая (Байковская, 1950). В литературе широко обсуждались место этой флоры среди других палеогеновых флор, ее ботанико-географическое положение и ее значение в истории развития вымерших флор Дальнего Востока (Вахрамеев, 1966; Вахрамеев и др., 1970; Тахтаджян, 1966, 1970; Буданцев, 1970 и др.). Райчихинский фитохорион, ранг и объем которого до сих пор неясны, выделялся в качестве особого в составе Бореальной третичной области.

С начала 60-х годов сведения о флоре были значительно пополнены новыми определениями ископаемых растений, выполненными преимущественно по отпечаткам листьев (Борсук, цит. по: Чемеков и др., 1960; Ахметьев, 1973; Нарышкина, 1973; Федотов, 1975, 1977а, 1979). Спорово-пыльцевые комплексы флоры исследовали М. А. Седова (цит. по: Чемеков и др., 1960), Г. М. Братцева (1966, 1969), М. В. Зива (1969, 1973), И. Б. Мамонтова (1978).[1] Кроме различных древесных двудольных, в этой флоре было установлено много папоротников и хвойных, в связи с чем стало ясно, что мнение об ее узколистности и ксерофильности связано с недостатком материалов, имевшихся у Криштофовича и Байковской. Отсутствие описаний и изображений растений исследованных видов, неудовлетворительная сохранность некоторых коллекций, невозможность сопоставления сведений, полученных разными палеоботаническими методами, делают до некоторой степени противоречивыми все имеющиеся сведения о флоре. Кроме того, в составе спорово-пыльцевых комплексов флоры Райчихи несомненно присутствуют виды растений, произраставших далеко за пределами рассматриваемой флористической формации.

Обширный материал,[2] собранный нами в 1966—1976 гг. в количестве более 2000 образцов, свидетельствует о мезофильном широколиственном характере флоры (Федотов, 1973).

Возраст флоры Райчихи впервые был установлен Криштофовичем (1946) как эоценовый или, скорее, как палеоценовый. Более определенно в этом плане высказалась Байковская (1950 : 348): «Песчано-глинистая толща с райчихинской флорой представляет собой одно целое с подстилающей ее цагаянской свитой датского возраста, и поэтому палеоценовый возраст рассматриваемой флоры может считаться вполне установленным». В данном случае оба исследователя находились под впечатлением так называемой тесной геологической преемственности в формировании всего комплекса отложений, изученных ими. Впоследствии Е. Д. Заклинская (Финько, Заклинская, 1958) определяет возраст кивдинской флоры как палеоценовый-раннеэоценовый, а не как датский, опираясь на данные анализа спорово-пыльцевых комплексов из отложений кивдинской (цагаянской, по Байковской, 1950) свиты, подстилающих райчихинскую свиту. Анализ материалов Криштофовича и Байковской по флоре Райчихи позволил Заклинской установить возраст этой флоры как средне- или позднеэоценовый. Палинологи Братцева (1966, 1969) и Зива (1969, 1973) определяли возраст флоры Райчихи как раннеэоценовый и палеоцен-эоценовый. Ряд исследователей высказали предположение, что флора Райчихи существовала в условиях средне-позднеэоценового климатического оптимума (Красилов, 1970; Ахметьев, 1973; Федотов, 1973). В 1975—1976 гг. нами было высказано мнение о позднеэоценовом возрасте флоры из райчихинской свиты и эта датировка была принята на 3 Межведомственном стратиграфическом совещании во Владивостоке в мае 1978 г.

Общий список видов флоры в предлагаемой работе (табл. 1) составлен по оригинальным данным с использованием видов, описанных и изображенных в работах Криштофовича (1946, 1952) и Байковской (1950), после некоторого критического пересмотра их систематической принадлежности. Коллекции этих исследователей хранятся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф. Н. Чернышева в г. Ленинграде (коллекция Криштофовича — № 7157, коллекция Байковской — № 6540). При составлении списка было учтено также замечание Байковской относительно систематического состава райчихинской флоры: «Пока эта флора, конечно, вследствие фрагментарности образцов изучена недостаточно, и списки, как Криштофовича, так и Байковской, нужно считать скорее предварительными» (Криштофович, Байковская, 1966 : 195). Многие виды, установленные в работах этих авторов по остаткам плохой сохранности, исключены нами из состава флоры.

Райчихинская флора состоит из 96 видов, 55 из них приведены с видовым эпитетом. По естественной системе в составе 41 семейства и 54 родов установлено 65 видов. К пяти искусственным родам неопределенного

---

[1] Единственный образец (№ 160/53) со спорово-пыльцевым комплексом, рассматриваемый Е. Д. Заклинской (Финько, Заклинская, 1958) как райчихинский, по-видимому, происходит из кровли кивдинской свиты.

[2] Хранится в Дальневосточном геологическом институте ДВНЦ АН СССР в г. Владивостоке.

ТАБЛИЦА 1

Систематический состав флоры Райчихи

Семейство	Род, вид
Equisetaceae	*Equisetum* sp.
Schizaeaceae	*Lygodium* sp., *Anemia elongata* (Nemb.) Knowlt.
Adiantaceae	*Pteris* sp.
Hymenophyllaceae	*Hymenophyllum* sp.
Aspleniaceae	*Dryopteris rajczichensis* Fedotov, *Asplenium*? *coloradensis* Knowlt.
Marsileaceae	*Regnellidium amurense* Fedotov
Salviniaceae	*Salvinia preauriculata* Berry
Polypodiidae incertae sedis	*Sphenopteris rajczichensis* Fedotov, *S.* cf. *eocenica* Ettingsh.
Ginkgoaceae	*Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer
Taxodiaceae	*Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer
Magnoliaceae	*Magnolia gigantea* Baik.*, *M. raitschichensis* Fedotov
Lauraceae	*Ocotea* sp., *Neolitsea rajczichensis* Fedotov sp. nov., *Lindera rajczichensis* Fedotov sp. nov.
Ceratophyllaceae	*Ceratophyllum incertum* Berry *
Nelumbonaceae	*Nelumbo protospeciosa* Sap.
Menispermaceae	*Dicotylophyllum* sp. 1
Cercidiphyllaceae	*Trochodendroides* ex gr. *arctica* (Heer) Berry, *Nyssidium arcticum* (Heer) Iljinskaja
Platanaceae	*Platanus platanifolia* var. *latifolia* (Knowlt.) Kutuzk.
Ulmaceae	*Ulmaceae* gen.
Moraceae	*Morus* sp., *Ficus yubariensis* Endo, *F. ratonensis* Knowlt.*, *F. schimperi* Lesq., *Ficus* sp.
Urticaceae	*Dicotylophyllum* sp. 2
Fagaceae	*Quercus* (*Castanopsis*) *amurensis* Krysht.*, *Quercus* sp.
Betulaceae	*Betula* sp.
Theaceae	*Dicotylophyllum* sp. 3
Salicaceae	*Populus* ? sp.*, *Salix* cf. *angusta* A. Br.*
Ebenaceae	*Diospyros ficoidea* Lesq.
Ericaceae	*Vaccinium praeatrococcum* Baik.
Malvaceae	*Hibiscus rajczichensis* Fedotov sp. nov.
Euphorbiaceae	*Mallotus rajczichensis* Fedotov sp. nov.
Fabaceae	*Sophora elongata* Baik., *Robinia amurensis* Baik., *Leguminosites rajczichensis* Fedotov sp. nov., *Leguminosites* sp. A, *Leguminosites* sp. B, *Leguminosites* sp. C, *Leguminosites* sp. D
Myrtaceae	*Myrtophyllum amurensis* Fedotov
Anacardiaceae	*Rhus mixta* MacGin., *Heterocalyx saportana* Berry *, *Dicotylophyllum amurense* Fedotov sp. nov.
Simaroubaceae	*Ailanthus confucii* Ung.
Sapindaceae	*Cardiospermum rajczichensis* Fedotov sp. nov., *Delavaya fraxinifolia* Fedotov sp. nov.
Sabiaceae	*Meliosma rajczichensis* Fedotov sp. nov.
Araliaceae	*Aralia amurensis* Fedotov, *Dicotylophyllum* sp. 4
Apiaceae	*Carpolithes dorofeevii* Fedotov sp. nov.
Rhamnaceae	*Ziziphus raitschichensis* Fedotov, *Gouania grubovii* Fedotov
Vitaceae	*Vitis grewioides* Fedotov sp. nov., cf. *Vitis* sp.
Caprifoliaceae	*Weigela raitschichensis* Fedotov, *Viburnum rajczichensis* Fedotov sp. nov.
Bignoniaceae	*Paulownia rajczichensis* Fedotov sp. nov.
Verbenaceae	*Clerodendrum rajczichense* Fedotov sp. nov.[1]
Zingiberaceae	*Zingiberopsis magnifolia* (Knowlt.) Hickey
Cyperaceae	*Cyperacites* cf. *tricarinatus* Velen.*
Poaceae	*Arundo pseudogoeppertii* Berry*
Araceae	*Nitophyllites zaisanica* Iljinskaja ex Fedotov
Lemnaceae	*Spirodela magna* MacGin.

Семейство	Род, вид
Plantae incertae sedis	*Dioncophyllites amurensis* Fedotov gen. et sp. nov., *Dicotylophyllum* sp. 5 — *Dicotylophyllum* sp. 22, *Carpolithes burejensis* (Fedotov) Fedotov comb. nov., *Carpolithes* sp. 1, *Carpolithes* sp. 2, *Calycithes* sp.

Примечание. Звездочкой отмечены виды, не установленные в коллекции автора.

систематического положения, из которых 1 род новый, отнесен 31 вид. Мы установили 78 новых видов для флоры Райчихи, из них — 25 новые для науки.

Растения райчихинской флоры можно объединить в несколько групп: водные, растения прибрежноводных и иногда избыточно увлажненных обитаний, травянистые лесные, лианы, древесные. Водными растениями являются *Salvinia preauriculata*, *Ceratophyllum incertum*, *Nelumbo protospeciosa*, *Spirodela magna*; за исключением *Nelumbo*, все они — свободно плавающие растения. К числу прибрежноводных растений или занимавших местообитания, хотя бы временами избыточно увлажненные (возможно, иногда заливаемые водой), относятся *Regnellidium amurense*, *Arundo pseudogoeppertii*, *Cyperacites* cf. *tricarinatus*, *Nitophyllites zaisanica* и *Zingiberopsis magnifolia*. В группу травянистых лесных видов входят наземные папоротники, а также *Equisetum* sp., *Carpolithes dorofeevii*. Три вида папоротников из 8, а именно: *Hymenophyllum* sp., *Sphenopteris rajczichensis*, *S.* cf. *eocenica* — имели тонкие и нежные листовые пластинки, свидетельствующие о значительной влажности места обитания. Три райчихинских растения — *Lygodium* sp., *Cardiospermum rajczichensis*, *Vitis grewioides* — составляют особую группу. Это лианы, причем два последних вида — древесные лианы. К группе древесных отнесены 72 вида (75.6%) флоры, к кустарникам — *Vaccinium praeatrococcum*, *Weigela raitschichensis*, *Viburnum rajczichensis*. Кустарниками и маленькими деревцами, вероятно, были лавровые, некоторые бобовые, *Hibiscus rajczichensis*, *Rhus mixta*, *Heterocalyx saportana*, *Meliosma rajczichensis*, *Aralia amurensis*, *Ziziphus raitschichensis*, *Dicotylophyllum* sp. 1, *Dicotylophyllum* sp. 5. Остальные райчихинские растения были, по-видимому, деревьями. Древесную растительность Райчихи мы считаем полидоминантной.

Особенностью флоры Райчихи является относительно небольшое содержание видов, имевших широкое геологическое и географическое распространение в кайнозойских флорах всего северного полушария. К ним относятся *Ginkgo* ex gr. *adiantoides*, *Metasequoia occidentalis*, *Taxodium dubium*, *Trochodendroides* ex gr. *arctica*, *Nyssidium arcticum*, *Platanus platanoides*. Эти виды в растительном покрове играли незначительную роль и только два из них — *Taxodium dubium* и *Platanus platanoides* — были обычны в райчихинских группировках. Небольшая группа райчихинской флоры представлена родами *Betula*, *Populus*?, *Salix*, *Vitis*, *Weigela*, *Viburnum*, а также *Ulmaceae* gen., являющимися в наши дни характерным умеренно бореальным элементом. Виды этих родов, за исключением *Vitis grewioides* и *Viburnum rajczichensis*, в ландшафтах Райчихи были слабо заметны.

Своеобразный характер флоры Райчихи определялся группой из 40 видов древесных растений. Около половины из них отнесены к искусственному роду *Dicotylophyllum*. Виды, установленные по естественной системе, принадлежат к родам, северные пределы ареала которых в Китае в настоящее время ограничены областью распространения смешанных мезофильных и вечнозеленых широколиственных лесов (Wang, 1961), т. е. зоной тепло-умеренной или субтропической растительности. Это представители следующих родов: *Ocotea*, *Neolitsea*, *Lindera*, *Ficus*, *Hibiscus*, *Mallotus*, *Rhus*, *Cardiospermum*, *Delavaya*, *Meliosma*, *Ziziphus*, *Gouania*, *Paulownia*, *Clerodendrum*. За границы этой зоны к северу, по-видимому, не смещался ареал и таких видов, как *Leguminosites rajczichensis*, *Myrtophyllum amurensis*, *Heterocalyx saportana*, *Dioncophyllites amurensis*, *Dicotylophyllum amurense*, *Dicotylophyllum* sp. 1—sp. 4.

Характерные райчихинские древесные растения существовали при климатических условиях, близких к таковым современных смешанных мезофильных и вечнозеленых лесов Китая. Климат формации смешанных мезофильных лесов Wang (1961) характеризовал следующим образом. Среднемесячная температура самого холодного месяца выше 0, но минимум температур достигает —14° С. Безморозный период — в среднем от 230 до 280 дней. Четыре месяца со средней температурой выше 22° С и 8—9 месяцев — со средней температурой выше 10° С. Количество годовых осадков 1000—1500 мм, а на возвышенностях — до 2000 мм. Во влажный трехмесячный летний период выпадет 40—50% осадков, тогда как остальная часть осадков довольно равномерно распределена в течение всего года.

С повышением температуры к югу или с уменьшением высоты местности над уровнем моря формация смешанных мезофильных лесов сменяется вечнозелеными широколиственными лесами. Климатические условия произрастания последней также охарактеризовал Wang. Средняя температура самого холодного месяца в среднем выше 5, минимум редко ниже —7° С; в среднем 9—10 месяцев в году среднемесячная температура выше 10° С. Засушливого периода нет.

Флора Райчихи существовала при климатических условиях, близких к условиям смешанных мезофильных и вечнозеленых широколиственных лесов. Возможно, условия существования ископаемой флоры были еще благоприятнее, поскольку известно, что в эоцене распределение температур характеризовалось малым градиентом между высокими и низкими широтами. Так, E. Barghoorn (1953) считает, что в это время в средних широтах отсутствовали четко выраженные заморозки. К мнению Barghoorn присоединяется В. М. Синицын (1967); он отмечает, что климат в бассейне Амура был засушливым. Анализ экологии отдельных компонентов флоры Райчихи дает нам право считать, что в этом районе был муссонный климат, который, по мнению Синицына, харктерен только для самых восточных берегов Евразии (Камчатка, Япония).

Сходные представления о климатических условиях, необходимых для существования флоры Райчихи, получены при рассмотрении особенностей морфологии листьев древесных двудольных. Физиономический анализ флоры был основан на зависимости между морфологией структуры листьев древесных двудольных и климатом, установленной I. Bailey и E. Sinnott (1915). Для флоры каждой климатической зоны эти авторы установили определенные соотношения морфологических признаков. С целью выяснения физиономического типа райчихинской древесной растительности 57 видов были проанализированы по характеру края, форме и величине листовых пластинок. Последние по величине разделены на классы по системе Раункиера (табл. 2).

Особенно важным признаком, успешно используемым (Wolfe, Hopkins, 1967; Wolfe, 1971) для определения климатических условий существования кайнозойских флор, является соотношение видов с цельнокрайными и зубчатыми листьями. По этому признаку флора Райчихи (45.6% цельнокрайных листьев) наиболее близка к флорам теплоумеренной зоны восточной части Центрального Китая (48% цельнокрайных листьев) и Юго-Востока США (49% цельнокрайных листьев).

Выявить флористические связи флоры Райчихи пока не удается. Не подтвердились предположения, высказанные Байковской (1950) и Красиловым (1970), о ее сходстве с флорами Ратон, Грин Ривер и Вилкокс. Эти североамериканские флоры, физиономически сходные с флорой Райчихи, имеют весьма ограниченное число общих с ней видов.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика древесных двудольных по типу листовых пластинок

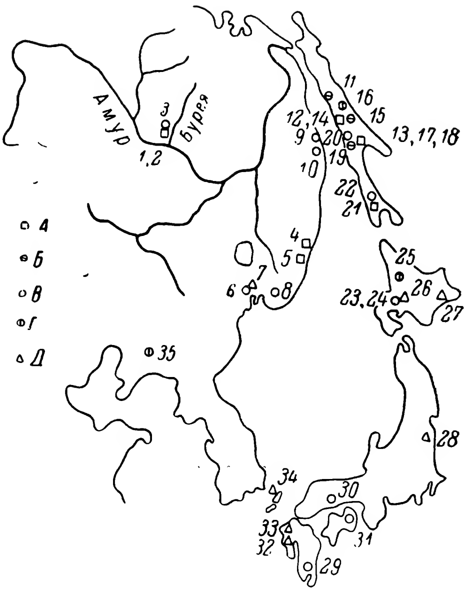
Тип листовой пластинки	Число видов	Процент видов
По характеру края		
цельный	26	45.6
зубчатый	31	54.4
По характеру рассеченности		
цельный	42	75.5
лопастной	5	8.8
сложный	9	15.7
По величине (площадь, мм^2)		
микрофиллы ($9^2 \times 25 = 2025$)	14	24.5
микро-мезофиллы	15	26.4
мезофиллы ($9^3 \times 25 = 18225$)	16	28.1
мезо-макрофиллы	8	14.0
макрофиллы ($9^4 \times 25 = 164025$)	4	7.0

Для выяснения флористических связей исследуемой флоры и ее места среди других вымерших флор нами рассмотрены основные позднемеловые — датские [3] — и палеогеновые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран. Схема местонахождений ископаемых остатков этих флор дана на рисунке. К сожалению, многие из дальневосточных позднемеловых и палеогеновых флор известны только по спискам предварительных определений, в которых преобладают виды широкого возрастного и географического распространения. В дальневосточном регионе пока не обнаружены флоры, которые могли бы рассматриваться в качестве исходной для флоры Райчихи, отсутствуют также и сходные с ней по флористическому составу одновозрастные флоры. Только позднеэоценовые-раннеолигоценовые флоры Овада и Кабато из угольных бассейнов Румои и Кабато на о. Хоккайдо, известные по спискам предварительных определений (Tanai, 1956), обнаруживают с ней слабое сходство. Еще меньше общих черт с флорой Райчихи имеет позднеэоценовая-раннеолигоценовая флора Фушуня, известная ранее по работам И. В. Палибина (1905), R. Florin (1922) и S. Endo (1942) и позже ревизованная Н. Matsuo (1971 а). Более молодые олигоценовые и миоценовые флоры относятся уже к другому типу и отражают начальные этапы становления флор современного облика.

Систематический состав рассматриваемой флоры указывает на ее принадлежность к эоценовому-раннеолигоценовому этапу развития дальневосточных флор. Неоднозначное решение вопросов о возрасте и взаимоотношениях флор этого этапа, а также отсутствие флор, близко сходных по составу с райчихинской, препятствуют уточнению возраста последней. Датируя ее поздним эоценом (Федотов, 1977б, 1978, 1979), мы обратили внимание на то, что существование этой теплолюбивой флоры свидетельствует о смещении северной границы зоны субтропической тепло-умеренной растительности прошлого по отношению к ее современному положению в Китае примерно на 20°. Такое значительное смещение к северу границы этой зоны растительности было отмечено только в среднем-позднем эоцене (Reid, Chandler, 1933; Dorf, 1959; Wolfe, 1969, 1972). В Японии наибольшее смещение к северу границы зоны субтропической («палеотропической») растительности отмечено в позднем эоцене (Tanai, Huzioka, 1967). Мы исходили из представления о соответствии времени существования флоры Райчихи периоду наибольшего смещения к северу субтропической растительности Японии в позднем эоцене. Именно вследствие аллохтонного происхождения флоры Райчихи не установлена связь

---

[3] В дальневосточных схемах стратиграфии датский ярус включен в меловую систему.



Местонахождения ископаемых остатков важнейших позднемеловых — датских — и палеогеновых флор юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран.

А — даний-палеоценовые флоры, *Б* — палеоценовые или эоценовые флоры, *В* — эоценовые флоры, *Г* — позднеэоценовые-раннеолигоценовые флоры, *Д* — олигоценовые флоры.

1 — цагаянская флора, р. Бурея (Криштофович, Байковская, 1966; Красилов, 1976); *2* — кивдинская флора, г. Райчихинск (Байковская, 1956; Федотов, 1970; Ахметьев, 1973; Нарышкина, 1973; Вахрамеев, Ахметьев, 1977); *3* — флора Райчихи, г. Райчихинск (Криштофович, 1946, 1952; Байковская, 1950, Федотов, 1973, 1975, 1979): *4* — флора р. Соболевки (Борсук, 1952; Ахметьев, 1973; Аблаев, 1974; Вахрамеев, Ахметьев, 1977); *5* — флора р. Зеркальной (Борсук, 1952; Ахметьев, 1973; Аблаев, 1974): *6* — угловская флора, п-ов Речной (Штемпель, 1926; Борсук, 1967; Медведев, 1968; Ахметьев и др., 1978а); *7* — надеждинская флора, п-ов Речной (Штемпель, 1926; Борсук, 1965; Климова, 1971; Ахметьев, Болотникова и др., 1978); *8* — флора майтунской свиты, р. Майхэ (Борсук, 1967; Медведев, 1968); *9* — сизиманская флора, пос. Сизиман (Ахметьев, 1973); *10* — сюркумская флора, мыс. Сюркум (Ахметьев, 1973); *11* — флора конгломератной и нижнедуйской свит, Александровский р-н (Криштофович, 1936; Борсук, 1956); *12* — бошняковская флора, р. Августовка (Красилов 1973; 1979; Вахрамеев, Ахметьев, 1977); *13* — бошняковская флора, р. Кама (Савицкий и др., 1976; Ахметьев и др., 1978); *14* — флора конгломератной свиты, р. Августовка (Борсук, по: Медюлянов, 1974); *15* — флора нижней подсвиты нижнедуйской свиты, р. Августовка (Борсук, по: Медюлянов, 1974); *16* — флора верхней подсвиты нижнедуйской свиты, р. Августовка (Борсук, по: Медюлянов, 1974); *17* — флора верхней части камских слоев, нижней и средней частей нижнеснежинкинской подсвиты, р. Кама (Сычева, 1975; Савицкий и др., 1976; Вахрамеев, Ахметьев, 1977; Ахметьев и др., 1978); *18* — флора верхней части нижнеснежинкинской и нижней части среднеснежинкинской подсвит, Углегорский р-н (Савицкий и др., 1969; Сычева, 1977; Вахрамеев, Ахметьев, 1977; Ахметьев и др., 1978): *19* — флора верхней части среднеснежинкинской и нижней части верхнеснежинкинской подсвит, Углегорский р-н (Савицкий и др., 1969, 1974; Сычева, 1977; Ахметьев и др., 1978); *20* — флора верхней части верхнеснежинкинской подсвиты (Савицкий и др., 1969, 1974; Сычева, 1977; Вахрамеев, Ахметьев, 1977; Ахметьев и др., 1978); *21* — 1-й и 2-й палеофлористические комплексы, р. Найба (Медюлянов, 1974); *22* — 3-й и 4-й палеофлористические комплексы, р. Найба (Медюлянов, 1974); *23* — флора Юбари (Huzioka, Kobayashi, 1961); *24* — флора Бибаи (Tanai, 1967, 1970); *25* — флоры Овада и Кабато (Tanai, 1956); *26* — флора Икусюмбецу (Endo, 1968; Tanai, 1970); *27* — флора Харутори (Tanai, 1970); *28* — флора Иваки (Suzuki, Kobiyama, 1962); *29* — флора Такасима (Matsuo, 1967); *30* — флора Убе (Huzioka, Takahasi, 1970); *31* — флора Кума (Nagai, 1957); *32* — флора Сакито (Matsuo, 1970); *33* — флора Кисима (Matsuo, 1971b); *34* — флора Тайсю (Matsuo, 1971a); *35* — флора Фушуня (Палибин, 1905; Florin, 1922; Endo, 1942; Matsuo, 1971a).

между нею и предшествующими флорами — цагаянской и кивдинской. В обоснование мнения о более молодом возрасте флоры Райчихи можно привести следующие замечания. Японские флоры первой половины позднего эоцена, а возможно, конца среднего — начала позднего эоцена (Бибаи, Убе) — преимущественно вечнозеленые и ксерофильные, весьма требовательные к теплу. Флоры второй половины позднего эоцена—начала раннего олигоцена (Овада, Кабато, Икусюмбецу, Харутори) — мезофильные и менее требовательные к теплу. Мезофильный характер флоры Райчихи, ее некоторое сходство с флорами Овада и Кабато позволяют предполагать синхронность развития этих флор. К сожалению, флоры Бибаи, Овада, Кабато, а также флора Фушуня из Китая монографически не обработаны и представление о их характере и степени сходства с флорой Райчихи может значительно измениться после их обработки. Мнению Tanai и Huzioka (1967) о возрастных датировках ряда японских эоценовых и олигоценовых флор противоречат данные, полученные на основании изучения фораминифер. Максимум температур в эоцене Японии по этим данным приходится на средний-поздний эоцен. В связи с возможным изменением определения возраста японских флор и отсутствием точно датированных флор, сходных по систематическому составу с флорой Райчихи, мы пока воздерживаемся от уточнения возраста последней и рассматриваем ее как средне-позднеэоценовую, скорее, как позднеэоценовую.

В ботанико-географическом отношении флора Райчихи рассматривалась в пределах Бореальной третичной области (Тахтаджян, 1966, 1970). А. Л. Тахтаджян (1966) высказал также мысль о том, что в третичное время существовала внетропическая Восточноазиатская область и что флора Райчихи входила в состав особой палеогеографической провинции в теплоумеренной части территории Дальнего Востока, занимаемой этой областью. Это предположение не было развито, к сожалению, вследствие слабой изученности региона. Сведения о флористическом составе палеогеновых флор Дальнего Востока, накопившиеся к настоящему времени, подтверждают существование Восточноазиатской третичной области и тесную генетическую связь с ней современных субтропических флор Китая и Японии. Флора Райчихи совместно с флорами Овада и Кабато, вероятно, входила в состав особого фитохориона, занимавшего теплоумеренную часть территории Восточноазиатской третичной области.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаев А. Г. (1974). Позднемеловая флора восточного Сихотэ-Алиня и ее значение для стратиграфии. Новосибирск, Наука. — Ахметьев М. А. (1973). Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое значение. Сов. геология, 7. — Ахметьев М. А., Болотникова М. Д., Братцева Г. М,, Красилов В. А. (1978). Стратиграфия и палеофлористика опорного разреза кайнозоя Южного Приморья. Изв. АН СССР, сер. геол., 4. — Ахметьев М. А., Заклинская Е. Д., Медюлянов В. И. (1978). Палеоботаническая характеристика датских, палеоценовых и нижнеэоценовых отложений Западного Сахалина. Сов. геология, 5. — Байковская Т. Н. (1950). Палеоценовая флора Зее-Буреинской равнины. Вопросы палеонтологии, 1. Л. Изд. ЛГУ. — Байковская Т. Н. (1956). Верхнемеловые флоры Северной Азии. Тр. Бот. инст. АН СССР, 8, 2. — Борсук М. О. (1952). Ископаемая флора верхнемеловых отложений Приморья (р. Тахобе). М. Госгеолтехиздат. — Борсук М. О. (1956). Палеогеновая флора Сахалина. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 12. — Борсук М. О. (1965). Палеогеновые флоры северо-восточных и восточных областей СССР. Тез. докл. к Межвед. совещ. по континент. отлож. мезозоя и кайнозоя советской Азии и их биостратиграфия. Владивосток. — Борсук М. О. (1967). Палеогеновые флоры Востока и Северо-Востока СССР. В кн.: Стратигр. и палеонтол. мезозойских и палеоген-неогеновых отлож. азиатской части СССР. Л. — Братцева Г. М. (1966). Возраст цагаянской флоры Азии (по данным спорово-пыльцевого анализа). В кн.: Значение палинол. анализа для стратигр. и палеофлористики. М. Наука. — Братцева Г. М. (1969). Палинологические исследования верхнего мела и палеогена Дальнего Востока. Тр. ГИН АН СССР, 207. — Буданцев Л. Ю. (1970). Некоторые проблемы изучения флоры Арктики эпохи раннего кайнофита. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л. — Вахрамеев В. А. (1966). Ботанико-географическая зональность в геологическом прошлом и эволюция растительного мира. Палеонтол. ж., 1. — Вахрамеев В. А., Ахметьев М. А. (1977). Высшие растения по данным изучения листьев. В кн.: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М., Наука. — Вахрамеев В. А., Добрускина И. А., Заклинская Е. Д., Мейен С. В. (1970). Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. Тр. ГИН АН СССР, 208. — Зива М. В. (1969). Палинологическая характеристика райчихинских слоев с флорой. В кн.: Биостратиграфия, фауна и флора кайнозоя северо-западной части тихоокеанского подвижного пояса. М., Наука. — Зива М. В. (1973). Палинологическая характеристика палеогеновых отложений Амуро-Зейской впадины. В кн.: Палинология кайнофита. М., Наука. — Климова Р. С. (1971). О возрасте стратотипов надеждинской и устьдавыдовской свит. Информ. сб. Приморского геол. упр., 7. — Красилов В. А. (1970). Цагаян и граница мела и палеогена. В кн.: Вопросы геологии, геохимии и металлогении северо-западного сектора тихоокеанского пояса. Владивосток. — Красилов В. А. (1973). Новые данные по флоре и фитостратиграфии верхнего мела Сахалина. В кн.: Ископаемые флоры и фитостратиграфия Дальнего Востока. Владивосток. — Красилов В. А. (1976). Цагаянская флора Амурской области. М., Наука. — Красилов В. А. (1979). Меловая флора Сахалина. М., Наука. — Криштофович А. Н. (1936). Материалы к третичной нижнедуйской флоре Сахалина. Изв. АН СССР, сер. геол., 5. — Криштофович А. Н. (1946). К истории третичного периода Дальнего Востока. Матер. ВСЕГЕИ, общ. сер., 7. — Криштофович А. Н. (1952). Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. Бот. ж., 37, 3. — Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. (1966). Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. В кн.: А. Н. Криштофович. Избранные труды, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Мамонтова И. Б. (1978). Палинологические критерии расчленения и корреляции палеогеновых и неогеновых отложений Амуро-Зейской депрессии. В кн.: Расчленение и корреляция осадочных толщ. М., Наука. — Медведев В. В. (1968). Геологический очерк майхинского буроугольного месторождения в Южном Приморье.

Информ. сб. Приморского геол. упр., 6. Владивосток. — Медюлянов В. И. (1974). Палеоботаническая характеристика континентального палеогена Западного Сахалина. В кн.: Вопросы биостратиграфии советского Дальнего Востока. Владивосток. — Нарышкина А. М. (1973). К вопросу о границе между меловыми и палеогеновыми отложениями в Кивда-Райчихинском буроугольном месторождении. Сов. геология, 6. — Палибин И. В. (1905). Об ископаемых растениях с фушуньских копей. Зап. имп. русск. минерал. общ., 2, 42. СПб. — Савицкий В. О., Маргулис Л. С., Сычева О. А., Грохотова Н. И. (1976). Пограничные слои между мелом и палеогеном на о. Сахалин. Сов. геология, 9. — Савицкий В. О., Сычева О. А., Грохотова Н. М. (1969). О возрасте нижнедуйской свиты Углегорского района на Сахалине. Тр. Сах. КНИИ, 21. Южно-Сахалинск. — Савицкий В. О., Сычева О. А., Грохотова Н. М. (1974). Палеонтологическое обоснование стратиграфии палеогеновых отложений Южного Сахалина. В кн.: Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск. — Синицын В. М. (1967). Введение в палеоклиматологию. Л., Наука. — Сычева О. А. (1975). О флоре и возрасте камских слоев бошняковской свиты Углегорского района о-ва Сахалин. Тр. Сах. КНИИ ДВНЦ АН СССР, 36. — Сычева О. А. (1977). Раннепалеогеновая флора Углегорского района Сахалина и ее значение для стратиграфии. Фауна и флора кайнозоя Северо-Запада Тихоокеанской области. Владивосток. — Тахтаджян А. Л. (1966). Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран. Бот. ж., 51, 9. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука. — Федотов В. В. (1970). Новые виды аспидиевых и полиподиевых папоротников с сохранившимися спороношениями из палеогена Зее-Буреинской депрессии. Палеонтол ж., 4. — Федотов В. В. (1973). Новые данные по райчихинской флоре Зее-Буреинской равнины. ДАН СССР, 212, 1. — Федотов В. В. (1975). О некоторых теплолюбивых представителях эоценовой флоры Райчихи Амурской области. В кн.: Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток. — Федотов В. В. (1977а). Новые виды эоценовой флоры Райчихи Амурской области. Бот. ж., 62, 7. — Федотов В. В. (1977б). Северная граница зоны субтропической растительности Дальнего Востока в позднем эоцене. В кн.: Тез. докл. XXIII сессии Всес. палеонтол. общ. Л. — Федотов В. В. (1978). Род *Regnellidium* (*Marsileaceae*) в позднеэоценовой флоре Райчихи Амурской области. Бот. ж., 63, 5. — Федотов В. В. (1979). Папоротники позднеэоценовой флоры Райчихи (Амурская область). Бот. ж., 64, 7. — Финько В. И., Заклинская Е. Д. (1958). К вопросу о стратиграфии рыхлых отложений Зейско-Буреинской депрессии. Изв. АН СССР, сер. геол., 2. — Чемеков Ю. Ф., Сей И. И., Седова М. А., Бурилина Л. В. (1960). Стратиграфия рыхлых отложений Амуро-Зейской депрессии. Сов. геология, 2. — Штемпель Б. М. (1926). Угловский район. Отчет о геологическом исследовании осенью 1924 года. Материалы по геол. и полезн. ископ. Дальнего Востока, 45. — Bailey I. W., Sinnott E. W. (1915). A botanical index of cretaceous and tertiary climates. Science, 41, 1066. — Barghoorn E. S. (1953). Climatic changes in the light of the geological past of the plant life. In: Shapley H. (ed.). Climatic change. Cambridge. — Dorf E. (1959). Climatic changes of the past and present. Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan, 13, 8. — Endo S. (1942). On fossil flora from the Shulan coal-field, Kirin Province and the Fushun coal-field, Fengtien Province. Bul. Central. Nat. Mus. Manchoukuo, 3. (На японск. яз.). — Endo S. (1968). The flora from the Eocene Woodwardia formation, Ishikari Coal Field, Hokkaido. Japan. Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 11, 4. — Florin R. (1922). Zur alttertiaren Flora der südlichen Mandschurei. Palaeontol. Sinica, ser. A, 1, 1. — Huzioka K., Kobayashi M. (1961). The mode of occurrence of fossil plants in the Jubari formation at the Shimizusawa coal mine in the Ishikari coalfield Hokkaido. Mineral. Geol., 11, 46. (На японск. яз.). — Huzioka K., Takahasi E. (1970). The eocene flora of the Ube Coal-field south-west Honshu. Japan. J. Min. Col. Akita Univ., Ser. A, 4, 5. — Matsuo H. (1967). Paleogene floras of north-western Kyushu. Part I. The Takashima flora. An. Sci Kanazawa Univ., 4. — Matsuo H. (1970). The Sakito flora. Part II. Palaeogene floras of north-western Kyushu. An. Sci. Kanazawa Univ., 7. — Matsuo H. (1971a). Paleogene Mega-plant remains of the Tsushima islands, Japan. Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 14, 4. — Matsuo H. (1971b). Palaeogene floras of north-western Kyushu. Part III. The Kishima flora. An. Sci. Kanazawa Univ., 8. — Nagai K. (1957). The upper eocene flora, of the Kuma group in the Ishizuchi Range, Shikoku, Japan. Mem. Echime Univ., Ser. 2, Sci., 2, 4. — Reid E. M., Chandler M. E. J. (1933). The Flora of the London Clay. London. — Suzuki K., Kobiyama M. (1962). A new florule from the Iwaki coal-bearing formation in the Joban coal-field. Fucushima prefecture, Japan. J. Geol. Soc. Japan, 68, 801. (На японск. яз.). — Tanai T. (1956). On the geologic age of the Owada and Kabato coal-bearing formation in Hokkaido. Japan. Bul. Geol. Surv. Japan., 7, 1. — Tanai T. (1967). Tertiary flora changes of Japan. Jubil. Publ. Commem. Prof. Sasa's 60-th Birthday. — Tanai T. (1970). The Oligocene floras from the Kushiro coal-field, Hokkaido, Japan. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. IV, 14, 4. — Tanai T., Huzioka K. (1967). Climatic implications of tertiary floras on Japan. Tertiary Correlations and climatic changes in the Pacific. The 11-th Pacific Sci. Congr. Tokyo, Symposium № 25. — Wang Chi-Wu. (1961). The forest of China. Mario Moors Cabot Foundation. Publ. Ser., 5. — Wolfe J. (1969). Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region. U. S. Geol. Survey, Open-file Rept. — Wolfe J. (1971). Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of tertiary floras. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 9, 1. — Wolfe J. (1972). An interpretation of Alaskan Tertiary Floras. In: Floristics and Palaeofloristics of Asia and Eastern North America. — Wolfe J., Hopkins D. M. (1967). Climatic change recorded by land floras in north-western North America. The 11-th Pacific Sci. Congr. Tokyo. Symposium № 25.

Амурский комплексный
научно-исследовательский институт
ДВНЦ АН СССР,
Благовещенск.

Получено 16 VI 1980.

SUMMARY

The flora of Raitchiha is characterised as woody mesophytic, broad-leaved, mostly deciduous, though with considerable participation of ever-green elements and of some conifers. The summary list of flora, compiled on the basic of large author's collection (more than 2000 specimens) and the revised data of A. N. Krishtofovich (1946, 1952) and T. N. Bajkovskaya (1950), contains 96 taxa of the species rank. The peculiarity of the flora is proved by the occurrence of the group of woody species belonging to the genera: *Ocotea*, *Neolitsea*, *Lindera*, *Ficus*, *Hibiscus*, *Mallotus*, *Myrtophyllum*, *Rhus*, *Cardiospermum*, *Delavaa*, *Meliosma*, *Ziziphus*, *Gouania*, *Paulownia*, *Clerodendrum*, as well as some herbaceous species of the genera: *Lygodium*, *Anemia*, *Regnellidium*, *Zingiberopsis*. In the botanical-geographical respect flora of Rajchikha is included into special phytochorion of the warm temperate vegetation of the East-Asiatic tertiary district.

УДК 582.572.2 : 581.4 : 577.95 : 576.312.37

М. В. Баранова, О. И. Захарьева

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ РАНГЕ *KOROLKOWIA (LILIACEAE)* (МОРФОЛОГИЯ, ОНТОГЕНЕЗ, КАРИОТИП)

M. V. BARANOVA, O. I. ZAKHARYEVA. ON THE TAXONOMICAL RANK OF *KOROLKOWIA* (*LILIACEAE*) (MORPHOLOGY, ONTHOGENESIS, KARYOTYPE)

Проведено морфологическое, онтогенетическое и кариологическое исследование *Korolkowia sewerzowii* в сравнении с представителями рода *Fritillaria*. Полученные результаты приводят к выводу о необходимости сохранения *Korolkowia sewerzowii* в пределах рода *Fritillaria* под названием *F. sewerzowii*.

Таксономический ранг рода *Korolkowia* Regel с единственным видом *K. sewerzowii* до настоящего времени остается спорным. Одними авторами род рассматривается как самостоятельный («Флора СССР», 1935; «Флора Узбекистана», 1941; «Флора Киргизской ССР», 1952; «Флора Казахстана», 1958; «Флора Таджикской ССР», 1963; Бочанцева, 1963; Melchior, 1964; «Определитель растений Средней Азии, 1971, и др.), другими включается в род *Fritillaria* L. (Baker, 1874; Bentham, Hooker, 1883; Krause, 1930; Turrill, 1948; Beck, 1953; Mathew, 1970, и др.). Причиной неопределенности таксономического положения растения явилось, с одной стороны, недостаточная его изученность, а с другой — то, что его особенности не рассматривались на фоне особенностей видов рода *Fritillaria* в целом. Изучение представителей рода *Fritillaria*, проведенное в последние годы рядом авторов, позволило получить более подробные данные о морфологических признаках составляющих его видов (Beetle, 1944; Turrill, 1950; Rix, 1974, 1975, 1977), о структуре растений и их формировании в онтогенезе (Головкин, 1973; Двораковская, 1973; Гомозова, 1974), о кариотипах (La Cour, 1947, 1951, 1978; Абдуллаева, 1968), об условиях произрастания растений в природе и при интродукции (Macfarlane, 1975; Ротов, 1976). Все это дало возможность провести сравнительный анализ обоих родов.

Род *Korolkowia* был установлен Э. Л. Регелем в 1873 г. для единственного вида — *Fritillaria sewerzowii*, который был описан им же в 1868 г. по сборам Н. И. Королькова и А. Н. Северцова с хр. Каратау (рис. 1).

При выделении рода *Korolkowia* Регель отметил пять признаков, которые отличали новый род от рода *Fritillaria*: 1) луковица с одной чешуей; 2) воронковидно-колокольчатый околоцветник; 3) удлиненные нектарные ямки («fovea nectarifera elongata excavata»); 4) усеченное цельное рыльце («stigmate truncato indiviso»); 5) прикрепление пыльника к тычиночной нити ниже середины связника (Regel, 1873). С того времени прошло более ста лет и число описанных видов рода *Fritillaria* увеличилось вдвое: с 55 видов (Baker, 1874) до 100 (Melchior, 1964). Учитывая близость обоих родов и большое видовое разнообразие в роде *Fritillaria*, можно было предположить, что среди видов рода *Fritillaria*, описанных после выделения рода *Korolkowia*, стали известны виды с признаками, близкими к этому роду.

Задачей настоящей работы было изучение морфологического строения *Korolkowia sewerzowii*, особенностей формирования растения в онто-

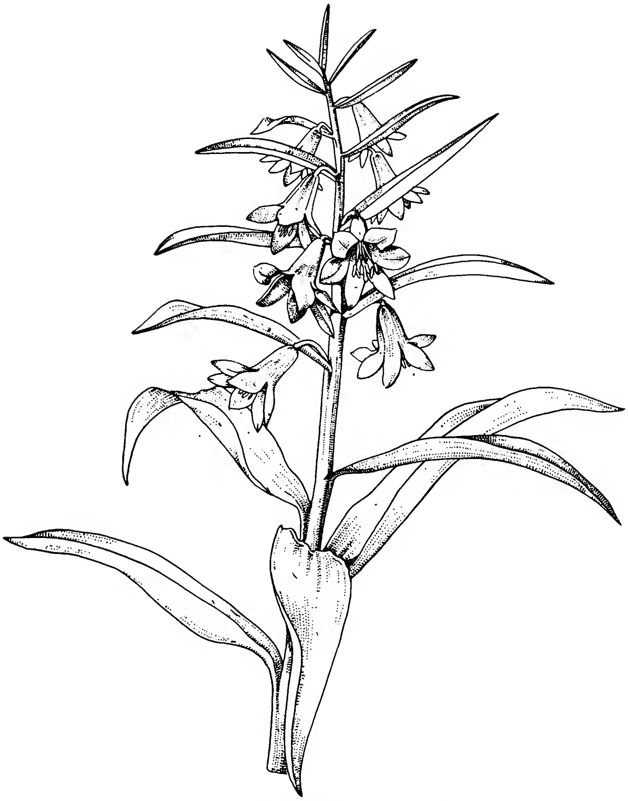


Рис. 1. *Fritillaria sewerzowii.*

генезе, изучение кариотипа и сравнение *K. sewerzowii* с представителями рода *Fritillaria*, в первую очередь по признакам, указанным Регелем, для решения вопроса о родовой принадлежности этого растения.

Korolkowia sewerzowii — эндемик Средней Азии. Вид произрастает в западной части Тянь-Шаня (хребты Угамский, Пскемский, Чаткальский, Кураминский и др.) и в северной части Памиро-Алая: хр. Киргизский Алатау (рис. 2). Растение встречается в предгорьях и горах, поднимаясь нередко до 2000 м над ур. м. Оно растет на каменистых осыпях и глинистых склонах, достигает в среднем 60 см выс. и несет до 20 поникших желтовато-зеленых или буроватых цветков. Его луковицы погружены в почву на 10—25 см. Растение встречается обычно одиночно, а на мягкой почве солончаков — массами, занимая площади в несколько гектар. В зависимости от условий произрастания растения варьируют по высоте стебля (от 13 до 80 см),[1] по числу цветков в соцветии (от 1 до 20 шт.), по размеру луковиц (от 3 до 8 см в диам.), цветков (длина листочков околоцветника от 1 до 3.7 см) и листьев (от 5 до 18 см дл. и от 6 до 14 см шир.) и т. д.

K. sewerzowii успешно выращивается в коллекции Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР как ранневесеннее декоративное растение, ежегодно цветет и обильно плодоносит. Ниже приводим многолетние данные фенологии *Korolkowia sewerzowii* в г. Ленинграде.

Начало вегетации	18—30 IV
Цветение	
начало	2—12 V
окончание	16—24 V
Конец вегетации	20—25 VI

---

[1] В условиях культуры цветоносные побеги *K. sewerzowii* имеют высоту 120 см (Лаптева, 1972).

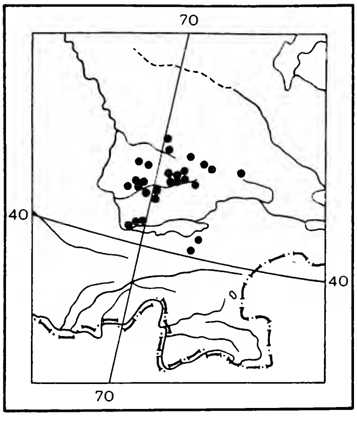


Рис. 2. Ареал *Fritillaria sewerzowii.*

Переходим к рассмотрению признаков *K. sewerzowii* в последовательности, отмеченной Регелем при описании рода.

1. Луковица. Учитывая особое значение признаков строения луковицы в таксономии многих родов сем. *Liliaceae*, мы изучали структуру луковицы зрелого растения *K. sewerzowii* и процесс ее формирования в онтогенезе. Проведенное ранее изучение строения и формирования подземных органов у представителей рода *Fritillaria* (Двораковская, 1973; Гомозова, 1974) позволило сравнить полученные данные с *Korolkowia* и выявить особенности структуры луковиц у представителей обоих родов.

Формирование луковицы *Korolkowia sewerzowii* в онтогенезе. При надземном прорастании семени у проростка появляется зеленая плоская линейно-ланцетная семядоля. Она является единственным органом ассимиляции молодого растения в первый год его жизни (рис. 3, *А*). Кроме семядоли, у однолетнего сеянца формируется низовой лист, в котором откладывается весь запас питательных веществ. В конце первой вегетации молодая луковица достигает 5 мм в диам. и состоит из одной сочной низовой чешуи (разросшийся низовой лист), покрытой сверху тонкой пленкой сухого влагалища семядоли. На второй год появляются первый и единственный в течение второй вегетации лист с ланцетной пластинкой (4—5 см дл. и 0.7—0.9 см шир.) и два низовых листа (рис. 3, *Б*). Низовые листья разрастаются, заполняются питательными веществами и срастаются при основании (рис. 3, *Б*, *2*). К концу второй вегетации луковицы достигают 0.8 см в диам.

В последующие 1—2 года у сеянцев формируются 1, реже 2 листа. Размер его пластинки с каждым годом увеличивается, увеличивается и число заложенных в почке низовых листьев. Но разрастаются и становятся запасающими только 1—2 последних (внутренних) низовых листа. Они срастаются краями и нередко друг с другом, образуя единую чешую луковицы. Остальные (наружные) низовые листья засыхают.

Первый цветоносный побег формируется на третий-четвертый год от посева семян. Его заложению предшествует формирование 4—9 низовых листьев с незамкнутыми краями. Первые (наружные) низовые листья остаются пленчатыми, и только последний (внутренний) низовой лист разрастается и становится запасающим. Его основание полностью охватывает цветоносный побег так, что свободные края заходят друг за друга и по мере роста срастаются почти по всей высоте низового листа. В результате формируется луковица с одной сочной сросшейся чешуей (туникатная луковица) (рис. 3, *В*, *Г*). Отмечены случаи, когда у *K. sewerzowii* разрастаются не один последний низовый лист, а 2—3 низовых листа (Лаптева, 1972). В подобных случаях срастание чешуй происходит не по всей высоте и сверху на луковице можно видеть свободные верхушки сросшихся ниже чешуй. Подобные луковицы по своему строению сходны с луковицами *Fritillaria imperialis* L., у которых срастаются не одна, а 3—4 чешуи (Бочанцева, 1963).

Сравнение структуры луковиц и хода их формирования у *Korolkowia sewerzowii* с представителями рода *Fritillaria* секций *Fritillaria*, *Rhinopetalum* Boiss., *Petilium* (Ludw.) Ledeb.[2] показало их большое сходство: их

---

[2] Строение и формирование луковиц у представителей секции *Liliorrhiza* (Kellogg) Benth. (род *Fritillaria*), куда включены, главным образом, американские виды рода, заметно отличается от других видов рода и от *Korolkowia.*

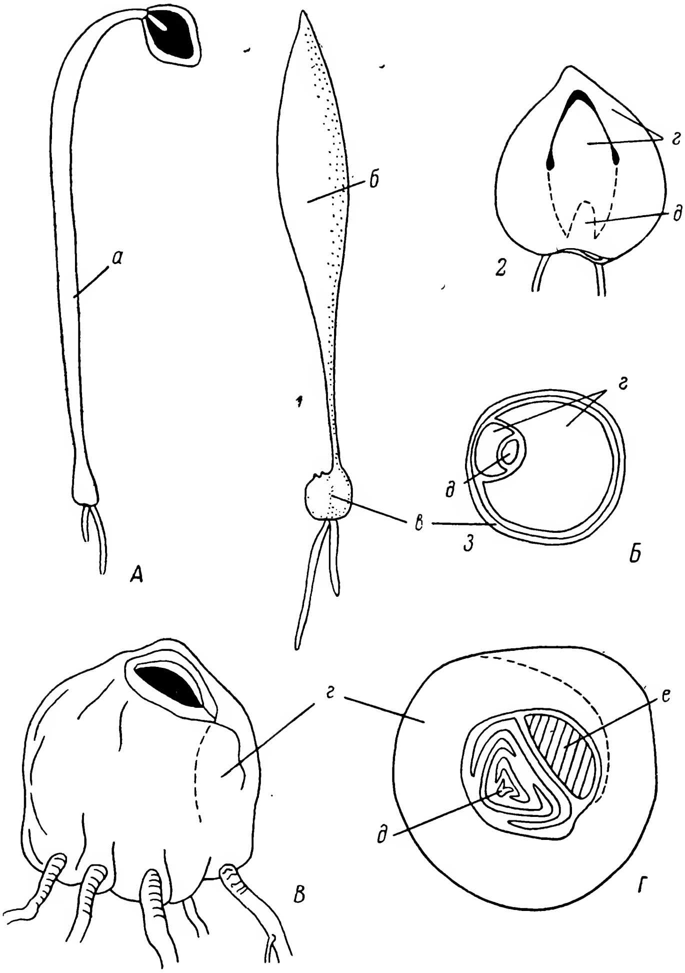


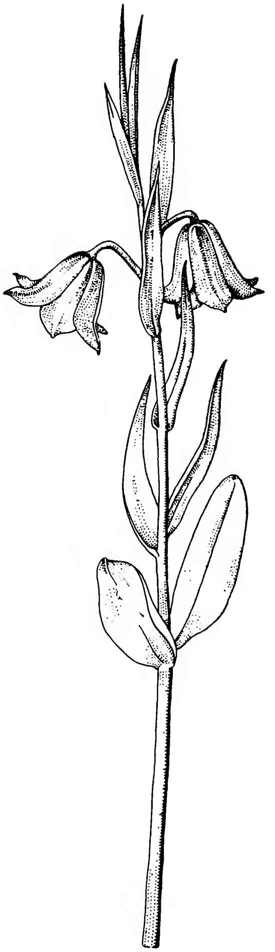
Рис. 3. Формирование луковицы *Fritillaria sewerzowii.*

А — проросток; *Б* — двухлетний сеянец: *1* — общий вид, *2* — луковица после удаления влагалища семядоли, *3* — поперечный разрез двухлетней луковицы; *В* — зрелая луковица; *Г* — поперечный разрез зрелой луковицы. *а* — семядоля, *б* — первый лист, *в* — влагалище первого листа, *г* — низовые разросшиеся листья (чешуи), *д* — почка возобновления, *е* — цветоносный побег.

луковицы ежегодно возобновляются, состоят из 1—4 широких чешуй, сросшихся в разной степени; запасающие чешуи луковиц формируются из последних (внутренних) низовых листьев почки, а первые (наружные) низовые листья отмирают. Большим сходством характеризуется и весь процесс формирования их луковиц (надземное прорастание семян, формирование одинакового числа и сходного строения низовых листьев, ассимилирующих органов, сходное образование запасающих чешуй, тенденция к их срастанию и т. д.). Степень срастания чешуй у представителей разных секций рода *Fritillaria* различна. Этот признак в основном определяет различия в луковицах представителей разных секций рода *Fritillaria* и рода *Korolkowia.* У видов секций *Fritillaria* и *Rhinopetalum* 2—3 чешуи срастаются только при основании, у видов секции *Petilium* 2—4 чешуи срастаются на $^1/_3$ или $^1/_2$ высоты луковицы, у *Korolkowia sewerzowii* одна запасающая чешуя срастается по всей высоте. Однако, как было отмечено, у *K. sewerzowii* иногда срастаются 2—3 чешуи. В последнем случае чешуи срастаются обычно не по всей высоте и тогда они сходны с луковицами *Fritillaria imperialis.*

Таким образом, качественные различия между структурой луковиц и их формированием у представителей рода *Fritillaria* (за исключением

Рис. 4. *Fritillaria dasyphylla*.



видов секции *Liliorrhiza*) и *Korolkowia* не отмечены.

2. Околоцветник. Цветки *K. sewerzowii* воронковидно-колокольчатые, с ноготковидным отгибом листочков околоцветника. Большинство видов рода *Fritillaria* (секции *Fritillaria*) имеет кубаревидный околоцветник. Однако эта форма — далеко не единственная в пределах рода. Даже среди видов рода *Fritillaria* флоры СССР, принадлежащих главным образом к секции *Fritillaria*, отмечены виды не только с кубаревидной формой околоцветника, но и с конической (*F. armena* Boiss.), колокольчатой (*F. ruthenica* Wikstr.), кубаревидно-колокольчатой (*F. kotschyana* Herb.), узкоколокольчатой (*F. grossheimiana* Losinsk.) и др. Это говорит о том, что форма околоцветника даже в пределах небольшого числа видов (во «Флоре СССР» 26 видов рода *Fritillaria*) достаточно разнообразна. Различия в форме околоцветника еще более возрастают при анализе всего рода *Fritillaria*. Воронковидно-колокольчатая форма околоцветника, сходная с *Korolkowia sewerzowii*, отмечена у ряда видов рода *Fritillaria*, таких как *F. canaliculata* Baker из Ирана, *F. recurva* Benth. из Северной Америки, *F. dasyphylla* Baker (рис. 4) из Восточного Средиземноморья и др.

Следует отметить, что форма околоцветника в роде *Fritillaria* не имеет большого таксономического значения. Это хороший диагностический признак вида, но он не характеризует внутриродовых таксонов более высокого ранга. Обращает на себя внимание сходная окраска околоцветника у *Korolkowia sewerzowii* и представителей рода *Fritillaria* — зеленовато-бурая, буроватая или буровато-желтая, что говорит об однотипном наборе пигментов.

3. Нектарники. *Korolkowia sewerzowii* и все виды рода *Fritillaria* в основании листочков околоцветника имеют нектарники. Форма нектарника — константный признак и играет весомую роль в таксономии ряда родов однодольных, в частности родов *Fritillaria* (Rix, 1975), *Lilium* L., *Nomocharis* Franch. и др. Выделяя род *Korolkowia* из рода *Fritillaria*, Регель подчеркивал наличие у представителей первого рода удлиненных нектарных ямок — признака, как он полагал, нового и наиболее весомого в разграничении обоих родов.

Анализируя нектарники у представителей рода *Fritillaria*, W. Turrill (1950) отметил их заметное разнообразие в пределах рода и выделил 5 основных типов, среди которых был выделен тип с длинными бороздчатыми нектарниками. Этот тип нектарников оказался сходным с нектарниками *Korolkowia sewerzowii* (рис. 5). Бороздчатые длинные нектарники имеют следующие виды рода *Fritillaria*: *F. lanceolata* Pursh, *F. pluriflora* Torr., *F. drenowskii* Degen et Stojan., *F. biflora* Lindl., *F. dasyphylla*. Таким образом, этот тип нектарника не является исключением и характеризует ряд видов рода *Fritillaria*.

4. Рыльце. Особенностями рода *Korolkowia* являются трехгранный столбик и усеченное цельное рыльце. Этому признаку Регель придавал также большое значение в характеристике рода.

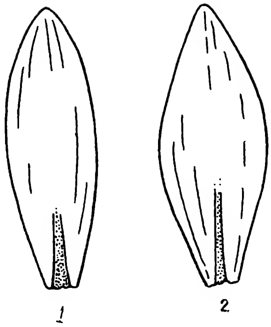


Рис. 5. Нектарники на наружных (*1*) и внутренних (*2*) листочках околоцветника *Fritillaria sewerzowii*.

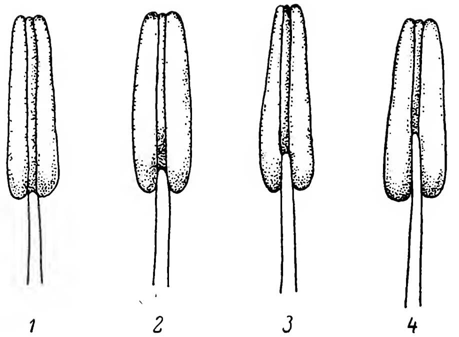


Рис. 6. Прикрепление тычиночной нити к пыльнику у *Fritillaria caucasica* (*1*), *F. kurdica* (*2*), *F. pallidiflora* (*3*) и *F. sewerzowii* (*4*).

У видов рода *Fritillaria* имеются как трехраздельные, так и цельные рыльца. Этот признак наряду с признаками луковицы и нектарника имеет особое значение и был учтен при делении рода на подроды (Baker, 1874), секции (Boissier, 1884), ряды (Абдуллаева, 1968). Среди видов рода *Fritillaria* можно выделить три группы по форме рыльца: виды с четко выраженным трехлопастным рыльцем, виды с короткотрехлопастным и, наконец, виды с цельным головчатым, как у *Korolkowia sewerzowii*, рыльцем. Представителями последней группы являются *F. dasyphylla*, *F. pudica* (Pursh) Spreng, *F. brandegei* Eastw., *F. libanotica* Baker и др. Следует отметить, однако, что при изучении массового материала в природе в некоторых случаях трудно однозначно определить форму рыльца у представителей одного и того же вида (например, у *F. armena* Boiss.). Отмечено также, что при выращивании растений в условиях высокой агротехники наблюдается увеличение лопастей рыльца (Mathew, 1970 : 134). Эту особенность следует иметь в виду при таксономическом определении интродуцированных растений рода *Fritillaria*.

У *Korolkowia sewerzowii* усеченность и цельность рыльца — признаки константные. Подобный тип рыльца, как было показано выше, встречается и у видов рода *Fritillaria*. В результате мы вынуждены отметить, что и четвертый признак, отмеченный Регелем при выделении рода *Korolkowia*, не является новым, отличающим его от представителей рода *Fritillaria*.

5. Прикрепление пыльника к тычиночной нити. Место прикрепления пыльника к тычиночной нити — признак, характеризующий ряд родов трибы *Tulipeae* Baker. У *Korolkowia sewerzowii* пыльник прикреплен к тычиночной нити ниже середины связника. Для представителей рода *Tulipa* L. характерно прикрепление основания пыльника к тычиночной нити. У видов рода *Lilium* пыльник прикреплен к тычиночной нити серединой связника. Место его прикрепления определяет его подвижность. Так, пыльники у тюльпанов неподвижные, а у лилий — качающиеся. Виды рода *Fritillaria* занимают в этом отношении как бы промежуточное место между родами *Tulipa* и *Lilium*: их пыльники прикреплены к тычиночной нити почти основанием или несколько выше основания, на расстоянии $^1/_5$ или $^1/_4$ его длины, как, например, у *Fritillaria pallidiflora* Schrenk, *F. pudica*, *F. camschatcensis* (L.) Ker-Gawl. и др. В последнем случае пыльники становятся полукачающимися. Последние характерны и для *Korolkowia sewerzowii* (рис. 6). Таким образом, и последний, пятый признак, отмеченный Регелем для рода *Korolkowia*, также не может считаться присущим только этому роду.

Итак, анализ морфологических признаков, выделенных Регелем при описании рода *Korolkowia*, и сравнение этих признаков у представителей рода *Fritillaria* показали, что среди них нет качественно новых признаков, отличающих род *Korolkowia* от рода *Fritillaria*.

Особое значение в характеристике таксономических групп имеют кариотипы. Проведенное кариологическое исследование *Korolkowia sewerzowii* и сравнение его кариотипа с кариотипами цитологически изученных видов рода *Fritillaria* дали возможность на новом уровне оценить степень сходства этих растений.

Кариотип. Описание кариотипа *Korolkowia sewerzowii* до сих пор в литературе отсутствует, несмотря на то что этот вид под названием *Fritillaria sewerzowii* неоднократно был объектом цитологического изучения (La Cour, 1947, 1951, 1952, 1978). В 1947 г. La Cour впервые определил соматическое число хромосом 2n=24, характерное для большинства видов рода *Fritillaria*, как впрочем и для многих других родов сем. *Liliaceae*. В следующей работе того же автора *F. sewerzowii* помещена в таблице вместе с 14 другими евроазиатскими видами рода *Fritillaria*, в хромосомах которых методом охлаждения гетерохроматин обнаружен не был (La Cour, 1951). В работе 1978 г., посвященной изучению конститутивного гетерохроматина (С-полос) в хромосомах различных видов рода *Fritillaria*, выявляемого методом дифференциальной окраски по Гимза, La Cour приводит *F. sewerzowii* в составе монотипного подрода *Korolkowia* (Regel) Baker и указывает, что этот вид был единственным из 56 исследованных им видов рода *Fritillaria*, у которого не удалось обнаружить в хромосомах С-полосы; отсутствие в кариотипе конститутивного гетерохроматина, по мнению автора, подтверждает предположение о том, что данный вид не является настоящей фритиллярией (La Cour, 1978).

Нами исследованы растения из двух естественных местообитаний в Западном Тянь-Шане: Угамский хр., басс. р. Пскем, выше Наная, на сухих склонах с арчой, ≈1700 м над ур. м., июль 1972, Р. В. Камелин, коллекционный № 761; хр. Таласский Ала-Тау, заповедник Аксу-Джабаглы, басс. р. Талды-Булак, в нижнем течении, на правобережном песчаном склоне, июль 1978, Э. В. Мелинг, коллекционный № 1216.

Из меристематической части корней обычной цитологической методикой приготовляли давленые препараты (предобработка 0.25%-м водным раствором колхицина в течение 4 ч при комнатной температуре, фиксация по Карнуа (3 : 1), окраска по Фёльгену и по Гимза: BaOH — 7 мин при комнатной температуре, 2 SSC — 40 мин при 60° С, 2%-азур-эозин — 30 мин). Измерения хромосом сделаны на микрофотографиях 10 метафазных пластинок на препаратах, окрашенных по Фёльгену. Определяли длину короткого (s) и длинного (*l*) плечей хромосомы, ее общую длину (s+l), в мкм, и центромерный индекс $I^c = s/(s+l)$, в %. В зависимости от величины центромерного индекса мы различаем метацентрические хромосомы — I^c от 50 до 37.5, субметацентрические — I^c от 37.5 до 25, субтелоцентрические — I^c от 25 до 6.2, телоцентрические — $I^c < 6.2$; толщина короткого плеча меньше толщины хромосомы. Параметры кариотипа даны в таб-

Параметры кариотипа
гаплоидного набора *Fritillaria sewerzowii*

Хромосомы	s	l	s+l	I^c
I	9.4	13.2	22.6	41.2
II	9.8	12.0	21.8	44.9
III	1.3	16.2	17.5	7.4
IV	1.3	15.1	16.4	7.9
V	1.2	14.5	15.7	7.6
VI	1.2	13.9	15.1	7.9
VII	1.8	11.9	13.7	13.1
VIII	1.7	11.3	13.0	13.0
IX	1.7	10.6	12.3	13.8
X	1.8	10.3	12.1	14.8
XI	1.7	10.0	11.7	14.5
XII	—	10.8	10.8	—

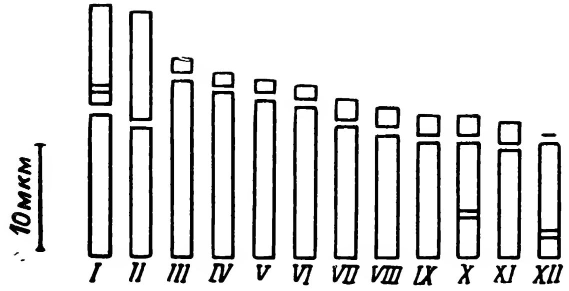


Рис. 7. Идиограмма гаплоидного набора *Fritillaria sewerzowii.*

лице, а построенная на их основании идиограмма гаплоидного набора — на рис. 7.

Растения *Korolkowia sewerzowii* из обоих местообитаний имеют одинаковое соматическое число хромосом 2n=24 и идентичные кариотипы (рис. 7; 8, *а*). Хромосомный набор представлен двумя парами метацентрических хромосом, восемью парами субтелоцентрических хромосом и одной парой телоцентрических хромосом. Аналогичный набор хромосом, состоящий из двух пар хромосом с медианной и 10 пар с субтерминальной перетяжками, указывает La Cour (1952, 1978) для всех исследованных им видов рода *Fritillaria* с 2n=24.

Пары I и II — самые крупные, почти одинаковые по длине метацентрические хромосомы; хромосомы I пары имеют вторичную гетерохроматиновую перетяжку на более коротком плече, расположенную близко к центромере и выявляющуюся без какого-либо специального воздействия. Подобный же прицентромерно локализованный гетерохроматин, выявляющийся при нормальной температуре, нашел La Cour (1951) в хромосомах *F. lusitanica* Wikstr. и *F. pyrenaica* L. Пары III, IV, V и VI — субтелоцентрические хромосомы среднего размера, незначительно различающиеся между собой по длине, с почти одинаковым центромерным индексом $I^c \approx 8$. Пары VII, VIII, IX, X и XI — субтелоцентрические хромосомы меньшей длины и сходным центромерным индексом; хромосомы X пары имеют вторичную перетяжку на длинном плече на расстоянии $^1/_3$ его длины от дистального конца. Пара XII — самые короткие в наборе телоцентрические хромосомы со вторичной перетяжкой на длинном плече на расстоянии $^1/_5$ длины от дистального конца хромосомы. Суммарная длина хромосом гаплоидного набора — 180.3 мкм. Самые короткие хромосомы — 11.4, самые длинные — 22.6 мкм. Эти размеры соответствуют размерам хромосом видов рода *Fritillaria*, которые, как указывает La Cour (1952), колеблются в хромосомных наборах от 12 до 30 мкм. У 6 кавказских видов рода *Fritillaria*, исследованных И. К. Абдуллаевой (1968), размеры хромосом были 11.4—38 мкм, причем самые длинные хромосомы у всех видов в 2 раза превышали по длине самые короткие, так же как у *Korolkowia sewerzowii.*

Окраска по Гимза выявила в кариотипе *K. sewerzowii* конститутивный гетерохроматин: четкие С-полосы локализованы в пяти (из 12) парах хромосом (рис. 8, *б*). Самые крупные блоки гетерохроматина находятся в хромосомах I, X и XII пар, в местах расположения вторичных перетяжек, хорошо заметных на препаратах, окрашенных по Фёльгену. Хромосомы I пары, кроме большого прицентромерного блока, на том же плече имеют еще одну довольно широкую С-полосу на расстоянии $\sim ^1/_4$ от дистального конца. В хромосомах VI пары С-полоса расположена на длинном плече близко к центромере. В хромосомах VIII пары — две С-полосы, расположенные интеркалярно, причем одна из них более четкая. X и XII пары, как уже указывалось, имеют по одному гетерохроматиновому блоку в местах вторичных перетяжек. В целом на кариотип приходится 14 С-полос. Таким образом, конститутивный гетерохроматин, хотя и в сравнительно небольшом количестве, присутствует в хромосомах K. *sewerzowii* и по этому признаку данное растение также не отличается от типичных представителей рода *Fritillaria.*

Проведенное кариологическое исследование показывает, что по числу и морфологическим типам хромосом, по наличию в отдельных хромо-

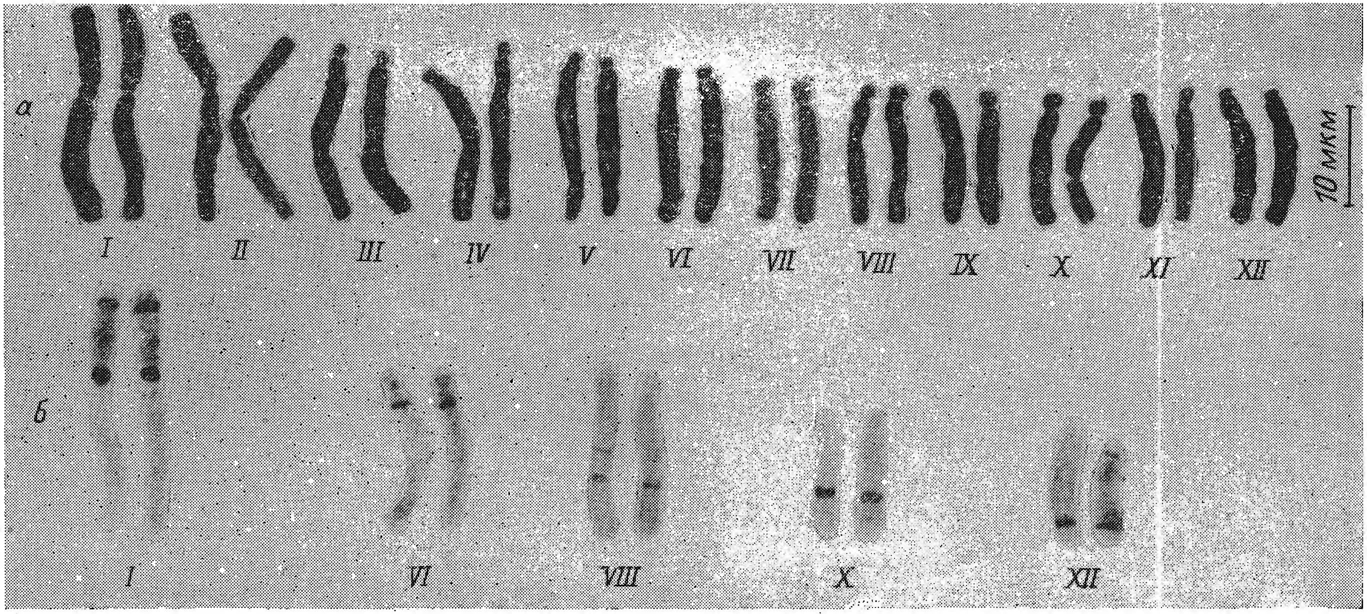


Рис. 8. Метафазные хромосомы *Fritillaria sewerzowii*, окрашенные по Фёльгену (*а*) и по Гимза (*б*).

сомах вторичных перетяжек, выявляемых без специальных воздействий, по размерам хромосом, по соотношению самой длинной и самой короткой хромосом набора, по наличию в хромосомах конститутивного гетерохроматина, выявляемого дифференциальной окраской по Гимза, кариотип *Korolkowia sewerzowii* не отличается от кариотипов цитологически изученных к настоящему времени видов рода *Fritillaria*.

Таким образом, сравнительный анализ морфологических признаков *Korolkowia sewerzowii* с представителями различных секций рода *Fritillaria* показал, что ни один из признаков, выделенных Регелем при характеристике рода *Korolkowia*, не является качественно новым, отличающим его от рода *Fritillaria*. Кариологическое исследование показало, что кариотип *K. sewerzowii* по основным своим признакам сходен с кариотипами, свойственными большинству цитологически изученных видов рода *Fritillaria* с 2n=24.

Ареал *Korolkowia sewerzowii*, охватывающий западные районы Тянь-Шаня и северные районы Памиро-Алая, не выходит за пределы ареала рода *Fritillaria* и занимает центральные районы распространения его азиатских видов.

В результате проведенного изучения мы вынуждены признать, что не видим достаточных оснований для выделения из рода *Fritillaria* монотипного рода *Korolkowia* и предлагаем вновь перенести его единственный вид в первый род под названием *Fritillaria sewerzowii*.

Fritillaria sewerzowii Regel, 1868, Bul. Soc. Nat. Moscou, 41,2 : 443; Baker, 1874, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 14 : 267; Ch. Beck, 1953, Fritillaries : 67; Mathew, 1970, Lily Year Book, 33 : 139. — *Korolkowia sewerzowii* (Regel) Regel, 1873, Тр. Петерб. бот. сада 2,2 : 320; Лозина-Лозинская, 1935, Фл. СССР, 4 : 295.

Место *F. sewerzowii* в пределах рода *Fritillaria* будет определено в будущем после детальной разработки системы рода в полном его объеме.

ЛИТЕРАТУРА

Абдуллаева И. К. (1968). Карио-систематическая характеристика некоторых кавказских видов *Fritillaria* L. Изв. АН АзербССР, сер. биол. наук, 3. — Бочанцева З. П. (1963). К морфологии и биологии представителей родов петилиум, корольковия и ринопеталум. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 2. Ташкент. — Головкин Б. Н. (1973). Переселение травянистых многолетников на Полярный Север (эколого-морфологический анализ). Л. — Гомозова И. В. (1974). Сравнительное изучение малых жизненных циклов рябчика Радде (*Fritillaria raddeana* Regel) и рябчика широколистного (*F. latifolia* Willd.). Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 5. — Двораковская В. М. (1973). О прорастании семян *Fritillaria lutea* Mill. и *F. ruthenica* Wikstr. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 89. — Лаптева А. В. (1972). К морфологии корольковии Северцова (*Korolkowia severzovii* Rgl.). Тр. Бот. садов АН КазССР, 12. — Определитель растений Средней Азии. (1971). *Liliaceae*, 2. Ташкент. — Ротов Р. А. (1976). Морфобиологические особенности луковичных эфемероидов на примере рода *Fritillaria* L. и других близких родов семейства Лилейных. В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М. — Флора Казахстана. (1958). *Liliaceae*, 2. Алма-Ата. — Флора Киргизской ССР. (1952). *Liliaceae*, 2. Фрунзе. — Флора СССР. (1935). *Liliaceae*, 4. М.; Л. — Флора Таджикской ССР. (1963). *Liliaceae*, 2. М.; Л. — Флора Узбекистана. (1941). *Liliaceae*, 1. Ташкент. —Baker J. G. (1874). Revision of the genera and species of *Tulipeae*. J. Linn. Soc. London (Bot.), 14. — Beck Ch. (1953). Fritillaries. London. — Beetle D. E.(1944). A monograph of the North American species of *Fritillaria*. Madroño, 7, 5. — Bentham G., Hooker J. G. (1883). Genera plantarum, 3. Londini. — Boissier E. (1884). Flora orientalis, 5. Genevae et Bassileae. — Krause K. (1930). *Fritillaria* L. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, Aufl. 2, IV, 15. Berlin. — La Cour L. F. (1947). Chromosome numbers in *Fritillaria*. The Lily Year Book, 11. — La Cour L. F. (1951). Heterochromatin and the organisation of nuclei in plants. Heredity, 5, 1. — La Cour L. F. (1952). Chromosome numbers in Fritillaries. In: Beck Ch. Fritillaries. London. — La Cour L. F. (1978). The constitutive heterochromatin in chromosomes of *Fritillaria* sp., as revealed by Giemsa banding. Philos. Trans. Roy. Soc. London, Biol. Sci., 287, 1004. — Macfarlane R. (1975). North American *Fritillaria*. Lilies, 1975. — Mathew B. (1970). Asiatic Fritillaries. The Lily Year Book, 33. — Melchior H. (1964). *Liliaceae*. In: Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 2. Berlin. — Regel E. (1873).

Korolkowia sewerzowi Rgl. Gartenflora, 22. — Rix E. M. (1974). Notes on *Fritillaria* (*Liliaceae*) in the Eastern Mediterranean region. 1, 2. Kew Bul., 29, 4. — Rix E. M. (1975). Notes on *Fritillaria* (*Liliaceae*) in the Eastern Mediterranean region. 3. Kew Bul., 30, 1. — Rix E. M. (1977). *Fritillaria* in Iran. The Iran J. Bot., 1, 3. — Turrill W. B. (1948). The generic concept with reference to *Fritillaria*. The Lily Year Book, 12. — Turrill W. B. (1950). Character combinations and distribution in the genus *Fritillaria* and allied genera. Evolution, 4, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 VII 1980.

SUMMARY

Morphological, ontogenetical and karyological study of *Korolkowia sewerzowii*, distinguished by E. L. Regel in the genus *Fritillaria* in 1873, have been carried out. The received data compared to the characters of the genus *Fritillaria* brought us to the necessity of conserving the name of *Korolkowia sewerzowia* within the boundaries of the genus *Fritillaria* as *F. sewerzowii*.

УДК 582.539 : 581.4 (571.6)

Н. С. Пробатова, Т. Г. Буч

HYDRILLA VERTICILLATA (HYDROCHARITACEAE) НА СОВЕТСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

N. S. PROBATOVA, T. G. BUCH. *HYDRILLA VERTICILLATA (HYDROCHARITACEAE) IN THE SOVIET FAR EAST*

Приводятся результаты наблюдений за цветением и плодоношением гидриллы мутовчатой *Hydrilla verticillata* в различных районах советского Дальнего Востока. Описаны морфология тычиночных и пестичных цветков, развитие и строение плода и семени, способ распространения семян. Изучено впервые для растений СССР число хромосом: $2n=16$, что соответствует диплоидной расе вида. Приведена карта распространения на советском Дальнем Востоке вида, где он размножается вегетативным и семенным путями и встречается значительно чаще, чем в других районах СССР, что подтверждает закономерный характер большой концентрации на юге реликтовых водных растений.

Гидрилла (водяница) мутовчатая *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle — представитель монотипного рода из сем. *Hydrocharitaceae*, в пределах СССР распространенная в некоторых районах Прибалтики (Литва, Латвия), Белоруссии (Витебская обл.), на юге Западной Сибири (окр. Томска, Барнаула, Усть-Каменогорска) и на юге материковой части Дальнего Востока (Крылов, 1927; Федченко, 1934; Гусев, 1979) — недавно была обнаружена также в Центральной Сибири, в бассейне р. Ангары (Водопьянова, 1979). За пределами СССР гидрилла известна в Скандинавии, Средней (ПНР, ГДР) и Атлантической (Великобритания) Европе; в Африке (бассейн Нила и о. Мадагаскар); в Центральной, Восточной и Юго-Восточной Азии; в Америке, а также в Австралии. В последнее время была занесена из Южной Америки во Флориду (США), где в течение двух десятилетий она размножилась вегетативно (турионами и участками стеблей) и распространилась на площади свыше 200 тыс. га (Basiouny et al., 1978).

За исключением Европы, где это растение рассматривается как неофит (Расиньш, 1963), гидрилла везде встречается на территории, не подвергавшейся оледенению, и считается тропическим реликтом.

Сведения об этом водном растении, относящемся к группе погруженных макрофитов, очень малочисленны. Кроме некоторых «флор» и флористических списков, специальные публикации о гидрилле в нашей стране в сущности ограничиваются статьей А. П. Расиньша (1963), посвященной распространению этого вида в Латвийской ССР в связи с проблемой его появления и расселения в Европе. В кариологическом отношении гидрилла в нашей стране не изучалась. Сведения о цветении и плодоношении, о строении цветков, плода и семени гидриллы мутовчатой в различных литературных источниках (Федченко, 1934; Ohwi, 1965; Kaul, 1970; Гусев, 1979, и др.) скудны и противоречивы. Наиболее полное описание имеется у П. Н. Крылова (1927). Необходимо отметить, что зрелые плоды в Западной Сибири не наблюдались. Известно, что в Европе это растение представлено только женскими особями и не плодоносит никогда (Расиньш, 1963). Во многих частях ареала цветущая гидрилла встречается редко, а основным способ-

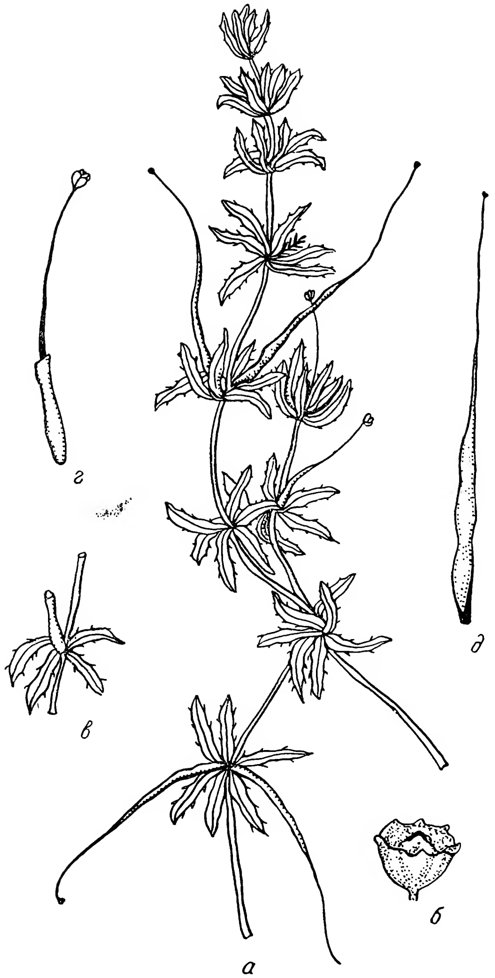


Рис. 1. *Hydrilla verticillata.*

а — часть растения с плодами; *б* — тычиночный цветок в покрывале; *в*, *г* — пестичный цветок с покрывалом; *д* — плод, ×3.

бом размножения, следовательно, и распространения, является вегетативный.

На территории Советского Дальнего Востока многие коллекторы собирали цветущие экземпляры, в особенности женские экземпляры этого двудомного растения, которые, по нашим наблюдениям, встречаются значительно чаще, чем мужские.

В конце августа 1960 г. одному из авторов этого сообщения (Н. С. Пробатовой) довелось наблюдать массовое цветение гидриллы на левобережье Амура против г. Хабаровска, в рукавах озера-старицы Большое (Покровское) у бывшего с. Покровка (ныне пос. Приамурский Смидовичского р-на Еврейской автономной области). На поверхности воды озерных рукавов в большом числе плавали тычиночные цветки, отделившиеся от растений, а беловатые полупрозрачные околоцветники пестичных цветков создавали впечатление серебристого «налета» (пестичные цветки располагаются на облиственных веточках, поднимающихся в период цветения к самой поверхности воды). Второй раз цветение гидриллы мы наблюдали в Амурской обл., на р. Зее (небольшой водоем близ пос. Новокиевский Увал, 25 VIII 1976), однако растение было представлено там только женскими экземплярами. Массовое цветение гидриллы (и также женские экземпляры!) наблюдал 25—30 VIII 1979 В. П. Селедец (личное сообщение) в старице р. Кия (приток р. Уссури) близ сел. Переяславка Хабаровского края. В сентябре 1976 г. мы собрали в небольшом водоеме близ Хабаровска (у пос. Приамурский) плодоносящие экземпляры гидриллы (рис. 1, *а*). Плоды вначале остались незамеченными и были обнаружены уже большей частью отделившимися от растений в гербарии.

Предпринятые в дальнейшем целенаправленные поиски как в гербариях, так и в природе показали, что цветение и плодоношение у гидриллы на Дальнем Востоке — явления нередкие. Однако растение это чаще собиралось в более ранних фазах сезонного развития, а плохо развитые плоды в сухом состоянии легко просматриваются. Мы заметили также, что это растение, обычно двудомное, может быть и однодомным (например, образец из окр. сел. Гайворон Приморского края, собр. И. Шишкин, LE).

Приводим результаты изучения строения цветков, плодов и семян гидриллы мутовчатой, выполненного на гербарном и фиксированном в смеси спирта с формалином материале. Материал для исследования плодов и семян был собран Н. С. Пробатовой в середине сентября 1979 г.

в Приморском крае (Черниговский р-н, 5 км от сел. Вадимовка в сторону Черниговки, старица р. Илистой-2, у дороги).

♂. Тычиночные цветки формируются в пазухах обычных листьев и расположены обычно по 4 в мутовке; они сидячие, одиночные. Цветок окружен шаровидным покрывалом из прицветных листьев, сросшихся в «капсулу», шиповатую наверху по периферии и с утолщением («шишечкой») посередине (рис. 1, *б*). Под капсулой находится полупрозрачный двойной околоцветник; три наружных его листочка — широкие, выпуклые, в сложенном состоянии образуют как бы внутреннюю капсулу, внутренние листочки околоцветника (также в числе 3) узкие, малозаметные. Тычинок 3, с округлыми пыльниками. Интересно отметить, что эти цветки были уже полностью сформированными на растениях в середине сентября, хотя так же сформированных женских цветков следующего года в этой коллекции мы не смогли обнаружить. При цветении, которое обычно происходит в августе, тычиночные цветки высвобождаются из шиповатой капсулы, которая раскалывается продольно (Kaul, 1970), всплывают и держатся на воде с помощью отогнутых книзу листочков околоцветника. Перемещаются цветки ветром.

♀. Пестичные цветки в числе 1—2, пазушные, сидячие, располагаются супротивно (если их 2). Вначале цветки одеты трубчатым покрывалом из прицветных листьев, которые, однако, на верхушке не срастаются, а остаются свободными и лишены шипиков (рис. 1, *в*). В процессе дальнейшего развития завязь начинает быстро удлиняться, особенно ее верхняя часть, так что вскоре покрывало остается далеко внизу, а околоцветник (листочки которого еще сложены в бутоне) оказывается на верхушке длинного и тонкого «носика». Обертка же некоторое время еще сохраняется вокруг расширенной части завязи (рис. 1, *г*). Околоцветник двойной, листочки его размещены по 3 в два круга, свободные, беловатые, позднее опадающие; наружные — лопатчатые, внутренние — очень узкие. Гинецей паракарпный. Рыльце сидячее, трехлопастное, буроватое. Завязь нижняя, одногнездная, с несколькими (до 6) семяпочками; ясно выражена свободная париетальная плацентация. По мере развития плода (рис. 1, *д*) нижняя часть его утолщается и заполняется слизью. В плоде формируется обычно (1)3—6 семян.

Плод ягодовидный, узкоконический, 32—64 мм дл. и 1.8—2.0 мм шир., мягкий, гладкий, буроватый; в подсыхающем состоянии довольно ясно обозначаются «перетяжки», соответствующие числу семян. Иногда встречаются плоды с длинными зеленоватыми мягкими выростами в верхней части околоплодника, которые отходят под прямым углом (рис. 2, *а*). На верхушке длинного тонкого носика иногда заметны остатки рыльца и околоцветника. Наличие носика следует рассматривать, по-видимому, как приспособление к надводному опылению.

Семена (рис. 2, *б*, *в*) короткоцилиндрические, к обоим концам заостренные, 5—6 мм дл. и 0.8—1.0 мм шир. Хорошо заметный рубчик расположен сбоку, в верхней части семени. Семенная оболочка двойная: наружная состоит из 20—22 рядов крупных «ячеистых» клеток (считая по ширине семени), буроватая блестящая, при подсыхании легко лопающаяся; внутренняя — полупрозрачная, тонкая, гладкая. Эндосперм крахмалистый. Зародыш прямой (рис. 2, *г*).

Анализ материала, зафиксированного в середине сентября 1979 г., показал, что семена (и в частности, зародыш) к этому времени были уже вполне развитыми.

После созревания плоды вначале не отделяются от материнского растения; некоторое время они остаются попарно, так как отрываются вместе с двумя ближайшими междоузлиями стебля (нижним и верхним). В дальнейшем плоды отламываются от участков побегов. Семена выходят из плода поочередно, начиная с самого нижнего, и с помощью слизистого содержимого плода; нижний острый конец семени перед этим иногда оказывается крючковидно изогнутым (рис. 2, *д*).

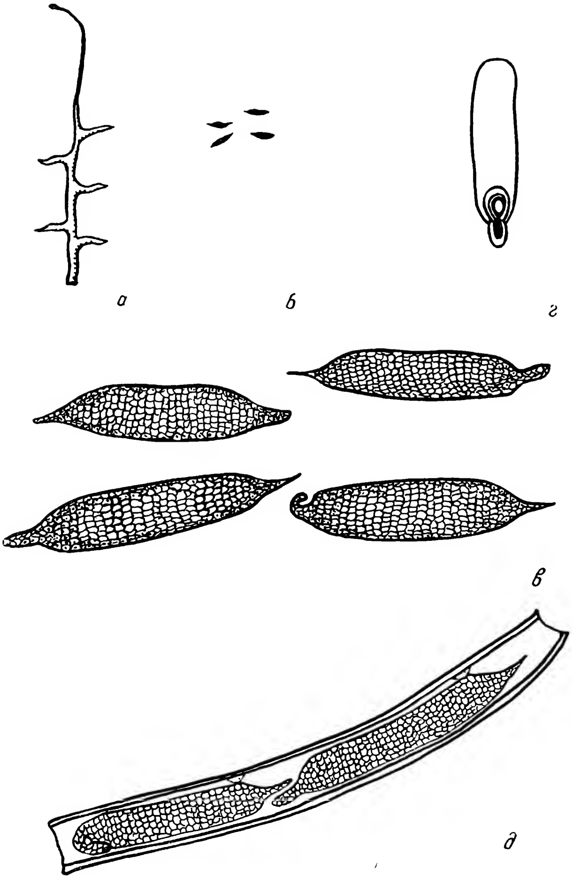


Рис. 2. *Hydrilla verticillata.*

а — часть околоплодника с выростами, ×2; *б* — семена, нат. вел.; *в* — семена, ×100; *г* — продольный разрез семени (без кожуры); *д* — схема расположения семян в плоде, ×100.

Нам удалось отыскать гидриллу в небольшом водоеме близ Хабаровска 26 X 1979, под установившимся незадолго до этого льдом. Были собраны несколько вмерзших в лед побегов с зелеными верхушками и отделившиеся от растений пустые плоды, точнее — околоплодники, которые уже не содержали семян; носик плода при этом сохранялся, тогда как нижняя часть плода была уже частично разрушенной.

Таким образом, очень высокоспециализированные цветки, плоды и семена гидриллы, как и способ опыления — гидрофилия, показывают высокую степень адаптации растения к обитанию в водной среде.

Ареал гидриллы мутовчатой на Советском Дальнем Востоке ограничивается бассейном Амура и югом Приморского края. Представление о характере распространения вида на нашей территории (в особенности об относительно частой его встречаемости по сравнению с другими районами СССР) дает картосхема, составленная нами по материалам гербариев Ботанического института АН СССР (LE), Ленинградского государственного университета, Главного ботанического сада АН СССР, Москва (МНА) и Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР, Владивосток (VLA) (рис. 3).

Число хромосом у *H. verticillata* было определено А. П. Соколовской на постоянных препаратах из кончиков корешков растений, зафиксированных Н. С. Пробатовой в смеси Навашина (окраска железным гематоксилином, по Гейденгайну):

2n=16. Амурская обл., Мазановский р-н, 4 км к западу от сел. Новокиевский Увал, зарастающее озеро у дороги к берегу р. Зея, 25 VIII 1976,

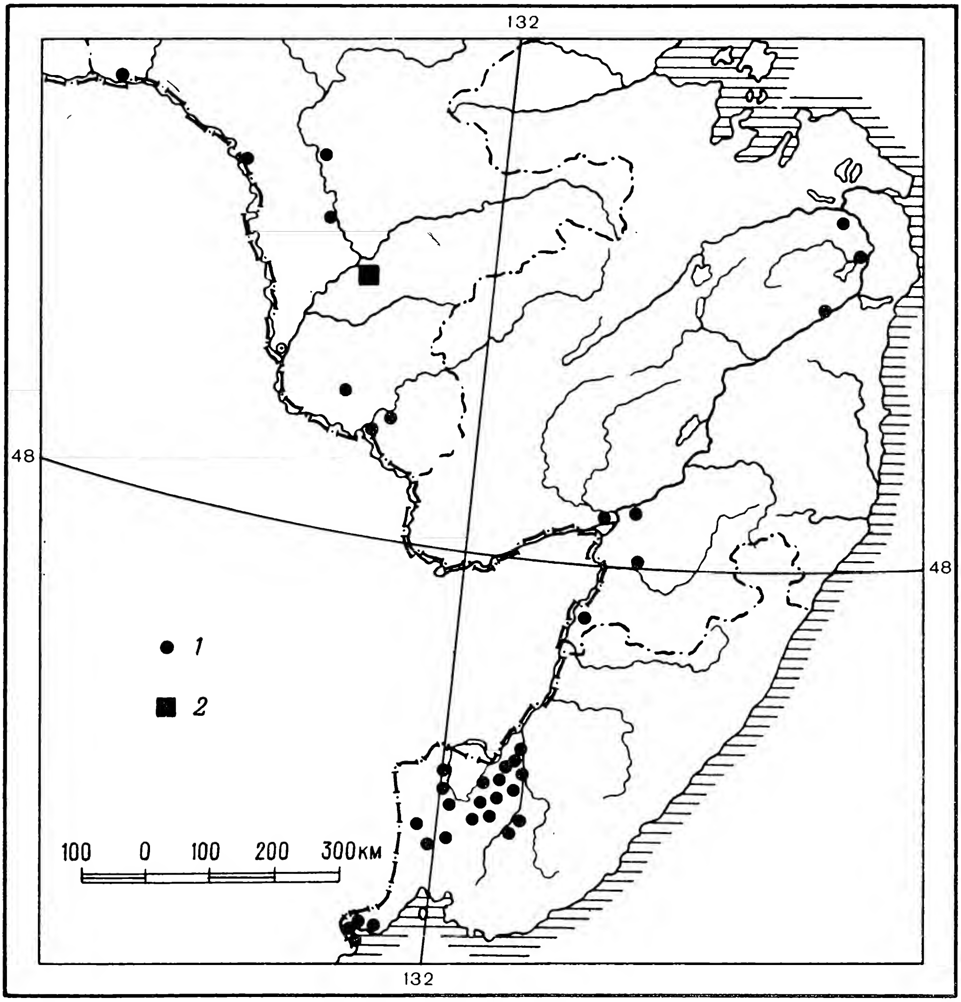


Рис. 3. Распространение *Hyrdilla verticillata* (*1*) и местонахождение образца, у которого было изучено число хромосом (*2*), на советском Дальнем Востоке.

№ 4442 (VLA, LE). Это число было установлено на женских экземплярах вида, расселившихся в мелком усыхающем водоеме.

Диплоидная раса *H. verticillata* (с 2n=16) ранее приводилась из Японии (Sinotô, 1929) и Таиланда (Larsen, 1963). Наше число согласуется, таким образом, с данными разных авторов для популяций гидриллы из других районов Юго-Восточной Азии. В то же время для гидриллы приводится также 2n=24, например на материале из Японии (Sinotô, 1929; Harada, 1956, и др.). Триплоидная раса (с 2n=24) является, по-видимому, даже более обычной для вида, если судить по справочнику «Хромосомные числа цветковых растений» (1969). Нахождение триплоидной расы у гидриллы, очевидно, можно ожидать и на Советском Дальнем Востоке.

Изучение популяций *H. verticillata* и некоторых других представителей сем. *Hydrocharitaceae* (*Vallisneria spiralis*, *Ottelia alismoides*), проведенное недавно в Западной Бенгалии — Индия (Chaudhuri, Sharma, 1978), показало большую изменчивость числа хромосом в различных популяциях этих растений: от 2n=16 до 2n=68, включая, кроме диплоидного, полиплоидные и анеуплоидные числа. Авторы упомянутой работы считают, что стабилизация возникающих изменений числа хромосом обусловлена преимущественно вегетативным способом размножения у этих растений. Участки растущего побега с измененным числом хромосом могут дать начало цитологически различающимся формам, которые позднее могут быстро образовать «колонии» в условиях среды, благоприятных для их выживания. В то же время не было обнаружено связи между минеральным составом воды и уровнями плоидности популяций. Не было установлено корреляции между морфологическими признаками и цитологическими различиями у изученных растений. Учитывая эти данные, мы считаем вполне возможным нахождение на советском Дальнем Востоке нескольких хромосомных рас гидриллы мутовчатой.

Дальневосточный участок ареала гидриллы мутовчатой носит по всем признакам реликтовый характер. В бассейне Амура проходит северная граница ареала рода, но, несмотря на это, размножение вида здесь осуществляется и вегетативным, и семенным путями. О реликтовом характере свидетельствует наличие здесь у вида диплоидной расы. Это подтверждает закономерный характер значительной концентрации реликтовых видов водных растений в южной части нашего региона, что является отражением его флорогенеза.

Исследованные экземпляры (specimina examinata).

Амурская обл.: басс. р. Зеи, лев. берег р. Деп у устья, в воде озера, 11 VI 1908, И. Прохоров, О. Кузенева (LE); Мазановский р-н, 4 км к западу от сел. Новокиевский Увал, зарастающее озеро, 26 VIII 1976, Н. Пробатова и В. Селедец (VLA); Свободненский р-н, окр. сел. Черняево, в озерке, 12 VIII 1964, № 11 926, В. Ворошилов (МНА); там же, № 7832, П. Горовой (VLA); Шимановский р-н, сел. Кухтерин Луг, озеро старичного происхождения, 17 VIII 1971, С. Шлотгауэр (VLA); сел. Игнатьево, озера, август 1961, В. Шага (МНА); сел. Михайловское (между Зеей и Буреей), в старице р. Завитой, 16 VII 1891, С. Коржинский (LE); in lacibus vallis fl. Bureja inferioris (ripa sinistra) infra Domikan, 17 VI 1895, V. Komarov (LE); р. Бурея, близ устья, озерки-старицы, 18 VII 1895, В. Комаров (LE).

Хабаровский край: левобережье Амура против Хабаровска, окр. пос. Приамурский, зарастающее озеро, 14 IX 1976, Н. Пробатова (VLA); Хабаровский р-н, 4 км к северу от сел. Петропавловка, в воде «Гидриллового озера», обильно, 10 VII 1966, А. Шретер (LE); оз. Петропавловское, июль 1960, Г. Павленко (МНА); Нижний Амур, протока Чертова, озеро-старица, 29 VII 1972, Н. Шага (VLA); левобережье Амура против сел. Тыр, оз. Сухое, 19 VIII 1971, В. Шага (VLA). Ульчский р-н, левый берег Амура, о. Бычий против сел. Софийск, водоем, 27 VII 1970, № 38, Н. Шага (МНА); протока Канкудан, озеро-старица, 17 VII 1971, № 85, она же (МНА); протока Б. Ухтинская против дер. Солонцы, озеро-старица, 1—6 VIII 1971, Н. и В. Шага (МНА, VLA); р-н им. Лазо, окр. сел. Переяславка, старица р. Кия, 25 VIII 1979, В. Селедец (VLA); близ ж.-д. станции Верино, в стоячей воде р. Кия, 17 VIII 1958, № 9020, В. Ворошилов (МНА); оз. Бразениевое, 20 VIII 1966, Г. Павленко (МНА); окр. пос. Шереметьевка, р. Уссури, озеро на острове, 21 VIII 1928, В. Васильев (LE).

Приморский край: близ пос. Кировский, старица р. Уссури, 4 VIII 1963, № 265, М. и Р. Пименовы (LE, МНА); окр. учхоза Шмаковка, протока р. Уссури у сел. Тихменево, 5 VIII 1925, И. Филипов (LE); пос. Павло-Федоровский, р. Шмаковка, в массе у берегов, 7 VIII 1902, Н. Пальчевский (LE); сел. Шмаковка, в р. Шмаковке, 10 IX 1927, Е. Василькова (LE); басс. р. Мо, заводи по р. Мо в 4 верстах к северо-западу от дер. Старо-Девица, близ канавы на рисовые поля, 8 VIII 1926, Г. Мельвиль (ЛГУ); оз. Ханка у сел. Троицкое, 5 VIII 1964, Д. Воробьев (VLA); Ханкайский р-н, ерик Казачий, 8 VIII 1976, Л. Кухаренко (VLA); сел. Гайворон, в заводях р. Сантахезы, 19 VII 1925, И. Шишкин (LE); оз. Ханка, р. Сантахеза, у берега, 26 VIII 1959, Л. Черная (VLA); устье р. Сантахезы, 20 VII 1913, В. Комаров (LE); Никольск-Уссур. уезд, р. Правая Хантахеза близ устья, 6 IX 1924, № 3085, Е. Алисова (VLA); в воде р. Левой Хантахезы, 9 VII 1924, № 3083, она же (VLA); по р. Левой

Хантахезе близ дер. Сиваковка, 23 VI 1924, № 3089, она же (VLA); Черниговский р-н, сел. Сиваковка, р. Хантахеза, 6 VIII 1929, И. Шишкин (LE); там же, 10 VIII 1950 и 21 VIII 1951, В. Васильев, Е. Волкова, Т. Гордеева (LE); долина р. Лефу, сел. Алтыновка, разливы Дмитриевской речки и р. Лефу, 28—29 VII 1913, В. Комаров (LE); в протоке р. Лефу, с *Euryale* и *Nelumbo*, 25—26 VII 1924, № 3088, Е. Алисова (LE, VLA); в воде протоки р. Лефу в 7 верстах к востоку от сел. Вадимовка, 5 VII 1924, № 3084, она же (VLA); в заводи р. Лефу у сел. Вадимовка, 4 IX 1924, № 3086, она же (LE, VLA); в воде Вадимовских озер, 27 VI 1924, № 3087, она же (VLA); 5 км от сел. Вадимовка в сторону Черниговки, старица р. Илистой-2, у дороги, 13 IX 1979, Н. Пробатова (VLA); долина р. Суйфуна против пос. Константиновского, в озерке, 13 VII 1913, Н. Шипчинский (LE); окр. сел. Борисовка, старица на левом берегу р. Шуфан у заимки Дайко, 26 VII 1915 (VLA); Владивостокский округ, сел. Дмитриевка, заводь р. Дмитриевки, 15 VII 1925, И. Шишкин (LE); Яковлевский р-н, близ сел. Варфоломеевка, водоем в пойме р. Даубихе, 7 IX 1956, №№ 8113 и 8129, В. Ворошилов (MHA); долина р. Даубихе, сел. Сысоевка, озерко речной старицы, 4 VII 1913, В. Комаров (LE); у г. Никольска-Уссурийского, озерко, 28 VII 1872, Гольденштедт (LE); район залива Посьет, берег бухты Рейд Паллады, в протоке, 9 VII 1950, В. Васильев (LE); Хасанский р-н, оз. Дорицине, 23 VI 1964 и 15 IX 1966, Л. Кухаренко (VLA); оз. Хасан, 13 IX 1966, она же (VLA); басс. р. Тумын-ган, сел. Нагорное, в озерах, июль 1913, М. Черская (LE).

ЛИТЕРАТУРА

Водопьянова Н. С. (1979). Семейство *Hydrocharitaceae*. В кн.: Флора Центральной Сибири, 1. Новосибирск. — Гусев Ю. Д. (1979). Семейство *Hydrocharitaceae*. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л. — Комаров В. Л. (1949). Род *Hydrilla*. Флора Маньчжурии, 1. Избр. соч., 3. М.; Л. — Крылов П. Н. (1927). Семейство *Hydrocharitaceae*. Флора Западной Сибири, 1. Томск. — Расиньш А. П. (1963). Гидрилла мутовчатая *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle в Латвийской ССР и проблема ее появления и распространения в Европе. Учен. зап. Латв. гос. унив., 49, Биол. науки, Бот., 1. — Федченко Б. А. (1934). Род *Hydrilla*. В кн.: Флора СССР, 1. М.; Л. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л. — Basiouny F. M., Haller W. T., Garrard L. A. (1978). Survival of *Hydrilla* (*Hydrilla verticillata*) plants and propagules after removal from the aquatic habitat. Weed Sci., 26, 5. — Chaudhuri J. B., Sharma A. (1978). Cytological studies on three aquatic members of *Hydrocharitaceae* in relation to their morphological and ecological characteristics. Cytologia, 43, 1. — Harada J. (1956). Cytological studies in *Helobiae*. 1. Chromosome idiograms and a list of chromosome numbers in seven families. Cytologia, 21, 3. — Kaul R. B. (1970). Evolution and adaptation of inflorescences in the *Hydrocharitaceae*. Amer. J. Bot., 57, 6. — Larsen K. (1963). Cytological studies in vascular plants of Thailand. Dansk Bot. Arkiv, 20, 3. — Ohwi J. (1965). *Hydrocharitaceae*. Flora of Japan. Washington. — Sinotô Y. (1929). Chromosome studies in some dioecious plants, with special reference to the allosomes. Cytologia, 1, 2.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 16 I 1980.

SUMMARY

The blossoming and fructification of *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle in different districts of the Soviet Far East (SFE) have been observed. The morphology of the staminate and pistillate flowers, the structure and development of the fruit and seed, the way of seed dispersal are described. The chromosome number: $2n=16$, which corresponds to the diploid species race, have been studied for the first time in the USSR. A map of distribution of the species in the SFE is given. The species reproduction is both seed and vegetative, and it occurs in the SFE oftener, than in other districts of the USSR, which proves the regularity of considerable concentration of relict water plants in the south of the SFE.

УДК 582.232 (083.7)

Н. В. Кондратьева

О НЕДОПУСТИМОСТИ ПОДЧИНЕНИЯ НОМЕНКЛАТУРЫ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (CYANOPHYTA) ДЕЙСТВИЮ МЕЖДУНАРОДНОГО КОДЕКСА НОМЕНКЛАТУРЫ БАКТЕРИЙ

N. V. KONDRATJEVA. ON THE INADMISSIBILITY TO PLACING THE NOMENCLATURE OF THE BLUEGREEN ALGAE (*CYANOPHYTA*) UNDER THE RULES OF THE INTERNATIONAL CODE OF NOMENCLATURE OF BACTERIA

Приведены результаты критического анализа предложения бактериологов подчинить номенклатуру *Cyanophyta* (называемых авторами цианобактериями) действию «Международного кодекса номенклатуры бактерий» (1978). Обсужден вопрос о месте синезеленых водорослей в системе живого мира.

Номенклатура синезеленых водорослей (*Cyanophyta*) в наши дни регулируется «Международным кодексом ботанической номенклатуры» (1974; «International code of botanical nomenclature» 1978). В 1978 г. в международном журнале по систематической бактериологии от имени Подкомитета по фототрофным бактериям Международного комитета систематической бактериологии (ICSB) Международной ассоциации микробиологических обществ (IAMS) опубликована статья (Stanier et al., 1978), в которой без предварительного согласования с ботаниками-альгологами предложено подчинить номенклатуру *Cyanophyta* (цианобактерии, по терминологии авторов предложения) правилам «Международного кодекса номенклатуры бактерий» (1978) и до 1 I 1985 опубликовать (в соответствии с упомянутым кодексом) списки заново одобренных наименований этих организмов.

В качестве доводов выдвинуты следующие положения:

1. Прокариотическое строение клетки составляет единственное общее и характерное для всех бактерий свойство, позволяющее определить их как большую биологическую группу. «Бактерии» и «прокариоты» — синонимические термины. Синезеленые водоросли — типичные *Procaryota*, а следовательно, их надо отнести к бактериям и подчинять правилам номенклатуры бактерий.

2. Подчинение номенклатуры *Cyanophyta* кодексу номенклатуры бактерий удобно (для бактериологов, — *Н. К.*), так как этот кодекс в отличие от международного кодекса ботанической номенклатуры в качестве типа вида принимает типовую (аксеническую) культуру (штамм), т. е. живой (а не мертвый) материал, из которого при необходимости возможно извлекать дополнительную информацию.

Таким образом, синезеленые водоросли авторами предложения отнесены к бактериям только потому, что иначе нельзя подтвердить целостность *Bacteria* как биологической группы, а принцип удобства возведен в ранг решающего довода. Оба эти положения, естественно, нельзя считать достаточным доказательством необходимости переименования *Cyanophyta* в *Cyanobacteria* и тем более подчинения наименований их таксонов действию «Международного кодекса номенклатуры бактерий» (1978).

Однако если вопрос о переименовании *Cyanophyta* в *Cyanobacteria* связан с дискуссией о месте этих организмов в системе живого мира и заслуживает серьезного научного обсуждения, то предложение подчинить наименования синезеленых водорослей ныне действующему кодексу номенклатуры бактерий, по нашему мнению, просто ошибочно и может иметь вредные последствия для развития науки. Объясним сказанное подробнее.

О месте синезеленых водорослей в системе живого мира

Предложение объединить синезеленые водоросли и бактерии в одну систематическую группу не ново. Оно сделано еще в XIX в., но затем неоднократно пересматривалось (Pringsheim, 1949; Murray, 1962; Stanier, van Niel, 1962; Echlin, Morris, 1965; Зеров, 1972; Седова, Голлербах, 1977, и др.).

В XX в. это предложение подкреплено новыми фактическими данными, в связи с чем синезеленые водоросли совместно с бактериями отнесены к прокариотам и противопоставлены эукариотическим организмам. Деление организмов на *Procaryota* и *Eucaryota* в наши дни «мало у кого вызывает возражение» (Тахтаджян, 1974 : 54). Существующие разногласия касаются собственно их таксономического ранга (там же). Не протестуют против этого и современные ботаники-альгологи. Но отнесение *Cyanophyta* к прокариотам отнюдь не означает признания синонимичности терминов «*Procaryota*» и «*Bacteria*».

Действительно, синезеленые водоросли и бактерии сходны по многим признакам. К их числу, помимо отсутствия настоящих ядер,[1] относятся также отсутствие типичного полового процесса (при наличии парасексуальных процессов), способность образовывать газовые вакуоли, наличие в клеточной оболочке муреина, высокая устойчивость к γ-облучению, способность к азотфиксации и многое другое (Никитин, 1975; Тахтаджян, 1974; Stanier, 1977; Zehnder, 1977; Гусев, Минеева, 1978; Гусев, Никитина, 1979, и др.). Не исключено, что перечень этих признаков в будущем возрастет. Однако вряд ли правильно решать вопрос о степени обособленности *Cyanophyta* от *Bacteria* путем простого подсчета числа признаков, свидетельствующих об их сходстве и различии. Спор может быть решен только с позиций определенной теории, определенных методологических подходов и в значительной степени зависит от решения вопроса о таксономическом весе признака.[2]

В связи с тем что основные признаки сходства синезеленых водорослей и бактерий легко понять как результат общности происхождения этих организмов от первичных прокариотических форм (Голлербах, Кукк, 1964; Зеров, 1972; Седова, Голлербах, 1977, и др.) и следствие их принадлежности к одному надцарству *Procaryota*,[3] с точки зрения решения вопроса о месте синезеленых водорослей в системе прокариот полезнее обсудить признаки, отличающие синезеленые водоросли от бактерий.

К числу таких признаков прежде всего принадлежат:

---

[1] В клетках прокариотических организмов ядерная ДНК не отгорожена от протоплазмы мембраной.

[2] Мы принадлежим к числу сторонников эволюционной теории классификации, основанной в наши дни на синтетической теории эволюции, хотя и считаем возможным в процессе разработки филогенетической системы живых организмов в качестве исходного материала использовать также результаты применения других подходов, в частности фенетического (Кондратьева, Чопик, 1979). Р. Стейниер с соавторами (1979б) эволюционному подходу предпочитают фенетический и являются сторонниками так называемой адансоновской таксономии, в основе которой лежит неприемлемое для эволюциониста предположение о равноценности признаков.

[3] Ранг надцарства для *Procaryota* принимают и другие авторы (Jeffers, 1971, цит. по: Тахтаджян, 1973; Тахтаджян, 1973, 1974; Stanier, 1977, и др.).

1. В общем более высокий (чем у бактерий) уровень морфологической дифференцированности тела индивидов (Bourrelly, 1969), нередко проявляющийся в наличии так называемых особых клеток (например, гетероцист), а подчас и в тенденции (у высших представителей) к дифференциации многоклеточных частей тела (Кондратьева, 1975)[4] и других признаках.

2. Осуществление оксигенного (т. е. сопровождающегося выделением кислорода) фотосинтеза с использованием воды как донора электрона, наличие пигментной системы, которая в принципе аналогична имеющейся у эукариотических организмов и принципиально отличается от таковой у фотосинтезирующих бактерий (Stanier, 1977; Гусев, Минеева, 1978; Гусев, Никитина, 1979; Стейниер и др., 1979б, и др.).

К этим признакам можно было бы добавить полное отсутствие у *Cyanophyta* жгутиков и др. Но наиболее интересны с точки зрения обсуждаемого вопроса все же первые два комплекса признаков. На оценке их таксономического веса мы и остановимся.

Систематики животных и растений уже располагают некоторыми приемами для определения таксономического веса (точнее филетической информативности) признаков (Майр, 1971). Но все же, по мнению Э. Майра (1971 : 251), «единственная причина, по которой определенным признакам придается большой вес, состоит в том, что многие поколения таксономистов убедились в надежности этих признаков для предсказаний относительно их связи с другими признаками и для определения ранее неизвестных видов». К числу таких хорошо апробированных признаков, позволяющих опытному альгологу легко отличать синезеленые водоросли (по крайней мере те, ширина клеток которых более 2 мкм) от бактерий и других микроорганизмов, относятся их морфологические особенности, рассматриваемые совместно со специфической окраской и размерами.[5] Следовательно, первому из двух указанных выше комплексов нельзя не придать очень большого таксономического веса.

Еще более значителен с эволюционной точки зрения таксономический вес второго комплекса признаков, принципиально отличающих *Cyanophyta* от бактерий, в том числе фотосинтезирующих. Мы имеем в виду прежде всего способность выделять в процессе фотосинтеза кислород. Объясним это.

Оценивать вес признака можно с разных точек зрения: формально (с точки зрения удобства классифицирования и идентификации) и биологически — с точки зрения значимости этого признака для развития живых систем разного уровня организации: отдельного индивида; той популяции, к которой он принадлежит; конкретного таксона; биосферы в целом. Признаки, сыгравшие особенно важную роль в развитии всей биосферы Земли, по нашему мнению, заслуживают придания им максимального таксономического веса. С этих позиций единственно правильным путем поиска основания для первого деления надцарства *Procaryota* (следовательно, и для установления соотношения *Bacteria* и *Cyanophyta*) является анализ существующих представлений о значимости тех или иных их свойств для эволюции жизни на Земле.

Считают, что живые организмы возникли на Земле «за счет той органической материи, которая была синтезирована и накоплена на предбиологическом этапе эволюции нашей планеты» (Стейниер и др., 1979б : 79). Однако «биологическая эволюция быстро завершилась бы (разрядка наша. — *Н. К.*), если бы некоторые члены сообщества не приобрели способность использовать свет в качестве источника энергии»

---

[4] Интересно отметить, что различия в морфологических особенностях обнаруживаются также и на субклеточном уровне. В частности, Р. Стейниер с соавторами (1979б : 110) отмечают, что, насколько им известно, «цианобактерии — единственное исключение из того правила, что в прокариотической клетке имеется только одна система элементарных мембран».

[5] Возможна не только монотетическая, но и политетическая характеристика таксонов (Майр, 1971 : 103—104).

(там же). Но если так, то не означает ли это, что первое деление всех прокариотических организмов на группы целесообразно произвести по принципу их отношения к свету? Тогда синезеленые водоросли вместе с фотосинтезирующими бактериями попадут в царство фотосинтезирующих прокариот (скажем, *Photoprocaryota*). «Аноксигенный фотосинтез, — пишут далее Р. Стейниер с соавторами (1979б : 79—80), — перестал быть основной формой фототрофного метаболизма лишь примерно 3 млрд. лет назад. К этому времени в биосфере появился молекулярный кислород, причем произошло это почти исключительно в результате развития способности некоторых представителей сообщества к оксигенному фотосинтезу. Для этого переворота (разрядка наша. — *Н. К.*) потребовалась глубокая модификация фотосинтезирующего аппарата».

Полагают, что такая способность возникла впервые у синезеленых водорослей (или каких-то весьма близких к ним предков) и что именно этим организмам наша Земля обязана появлением молекулярного кислорода (Гусев, Минеева, 1978, и др.). Оксигенный фотосинтез со временем стал «одним из двух господствующих способов получения энергии у высших организмов» (Гусев, Минеева, 1978 : 288) и определил дальнейшую эволюцию жизни на Земле. Такому признаку нельзя не придать очень большого таксономического веса. В связи с этим в пределах царства *Photoprocaryota* можно выделить два подцарства: организмы с аноксигенным и оксигенным фотосинтезом. К первому из них (скажем, *Photobacteriobionta*) следует отнести красные и зеленые фотосинтезирующие бактерии. Ко второму (*Procaryophycobionta* или *Cyanobionta*) — два отдела прокариотических водорослей: синезеленые (*Cyanophyta*) и недавно открытые прокариотические зеленые (*Prochlorophyta*), характеризующиеся ядерным аппаратом типа, свойственного *Procaryota*, но в отличие от *Cyanophyta* обладающие не только хлорофиллом *a*, но и хлорофиллом *b*, и не имеющие характерных для *Cyanophyta* фикобилинов (Lewin, Cheng, 1974; Lewin, 1976, 1977a, b; Chadefaud, 1978; Withers et al., 1978, и др.).[6]

Общее представление о принятой нами классификации прокариотических организмов (и ее соотношение с классификациями, предложенными R. Murray и N. Gibbons — членами редакционной коллегии последнего издания «Bergey's Manual of determinative bacteriology», 1974) можно получить по приведенной ниже таблице. И даже если счесть принятую нами классификацию далекой от действительности, вряд ли можно отрицать, что прежде, чем решать вопрос о переименовании синезеленых водорослей в синезеленые бактерии, необходимо, исходя из взглядов на развитие жизни на Земле, разработать общие принципы классификации прокариотических организмов и попытаться, руководствуясь этими принципами, отыскать в создаваемой классификации место для *Cyanophyta*. Формальное присоединение синезеленых водорослей к бактериям способно только ухудшить их систематику, так как при обсуждении вопросов систематики *Cyanophyta* исследователи невольно будут равняться на состояние дел в систематике бактерий и могут прийти (а некоторые бактериологи уже пришли) к гораздо более печальным выводам, чем те, которых систематика *Cyanophyta* заслуживает, а следовательно, и к заключению о непригодности используемых в ней традиционных методов.

Вместе с тем, если для синезеленых водорослей иерархическая классификация в общем виде уже построена (хотя и представлена значитель-

---

[6] Открытие *Prochlorophyta* опровергает мнение Р. Стейниера с соавторами (Stanier et al., 1971) о том, что синезеленые водоросли и бактерии являются единственными организмами, клетки которых имеют прокариотическое строение. И если учесть крайне слабую изученность одноклеточных водорослей в цитологическом и физиолого-биохимическом отношениях, можно ожидать открытия других новых для науки отделов прокариотических водорослей. А. Л. Тахтаджян (1973, 1974) еще до открытия отдела *Prochlorophyta* счел возможным различать в пределах *Procaryota* подцарство *Cyanobionta*. Следует вспомнить также о мезокариотических организмах, клетки которых хотя и содержат ядра, снабженные двухмембранными оболочками, все же несут черты сходства с прокариотами (Седова, 1977 : 8).

Высшие таксоны прокариотических организмов

Принято нами	Murray (in: «Bergey's Manual. . .», 1974)	Gibbons, Murray, 1978a
Надцарство *Procaryota*	Царство «*Procaryotae*»	Царство *Procaryotae*
Царство 1. *Bacteria* Нефотосинтезирующие прокариотические организмы	Отдел II. «*Scotobacteria*» Прокариоты, индифферентные к свету	Отдел II. *Firmacutes* Клетки с жесткими или полужесткими оболочками, содержащими пептидогликаны. Грам-реакция положительная Отдел III. *Mollicutes* Не имеют клеточной оболочки Отдел I. *Gracilicutes* Клетки с жесткими или полужесткими оболочками, содержащими пептидогликаны. Грам-реакция отрицательная Класс II. *Scotobacteria* Не имеют фототрофного метаболизма
Царство 2. *Photoprocaryota* Фотосинтезирующие прокариотические организмы	Отдел I. «*Photobacteria*» фототрофные прокариоты	Класс I. *Photobacteria* Имеют фототрофный метаболизм
Подцарство 1. *Photobacteriobionta* Красные и зеленые фотобактерии. Фотосинтез аноксигенный	Класс II. Красные фотобактерии Класс III. Зеленые фотобактерии	Подкласс II. *Anoxyphotobacteriae* Осуществляют фототрофный метоболизм в анаэробных условиях, используя фотосистему I
Подцарство 2. *Procaryophycobionta* (или *Cyanobionta*?) Прокариотические водоросли. Фотосинтез оксигенный		Подкласс I. *Oxyphotobacteriae* Осуществляют фототрофный метаболизм в аэробных условиях при помощи фотосистемы I и II. Используют воду как донор электрона, продуцируют кислород
Отдел 1. *Cyanophyta* Синезеленые водоросли	Класс I. Синезеленые фотобактерии	Порядок I. *Cyanobacteriales* Клетки содержат фикобилипротеины и хлорофилл *a*
Отдел 2. *Prochlorophyta* Прокариотические зеленые водоросли		Порядок II. *Prochlorales* Клетки содержат хлорофилл *a* и *b*. Фикобилипротеинов нет

Примечания. 1. Для удобства сопоставления порядок расположения таксонов в классификациях N. Gibbons и R. Murray несколько видоизменен (при сохранении принятой авторами нумерации таксонов). 2. В 8-м издании «Bergey's Manual. . .» (1974 : 22—23) прокариотические организмы (*Procaryotae*) подразделены на два отдела: цианобактерии и бактерии («The *Cyanobacteria*» и «The *Bacteria*»). 3. В настоящее время обсуждается вопрос о необходимости отделения от других прокариот метаногенных бактерий (Woese, Fox, 1977; Maugh, 1977, и др.).

ным числом вариантов — Кондратьева, 1975) и в ней использованы все основные ранги таксонов, указанные в «Международном кодексе ботанической номенклатуры», то по высказыванию Р. Стейниера с соавторами (1979б : 35) «. . .многочисленные попытки создать полную иерархическую классификацию» бактерий «оказались неудовлетворительными». Дело дошло до того, что в последнем (8-м) издании известного определителя бактерий («Bergey's Manual . . .», 1974) отдел бактерий подразделен не на таксоны, а на 19 частей, причем в одних из них «. . .виды описаны в случайной последовательности, в других они сгруппированы в семейства, а иногда в порядки» (Стейниер и др., 1979б : 35). Ввиду произвольности такого деления Р. Стейниер с соавторами (1979а : 169) применяют в своей книге «. . .более простое подразделение прокариот, основанное в первую очередь на структурной характеристике — природе пограничного слоя клетки» и в связи с этим различают три группы микроорганизмов, к одной из которых (а именно грамотрицательным бактериям) отнесены и синезеленые водоросли. По свойствам оболочек выделены также отделы прокариотических организмов в классификации, принятой N. Gibbons и R. Murray (см. таблицу). При таком делении прокариот признаку «строение клеточной стенки» (без всяких объяснений) придается больший таксономический вес, чем признаку «оксигенный фотосинтез», что вряд ли может быть оправдано.

Замена наименования *Cyanophyta* на *Cyanobacteria* (или даже *Cyanobacteriales*, — Gibbons, Murray, 1978b) в наши дни принимается многими (если не большинством) бактериологами. Столь же популярно в среде бактериологов утверждение о том, что *Bacteria* и *Procaryota* являются синонимическими терминами. Вместе с тем сторонники этих взглядов как-то не замечают странного противоречия в своих действиях (см., например, в приведенной нами таблице классификацию, предложенную N. Gibbons и R. Murray, 1978a): с одной стороны, относя наименование «*Bacteria*» к синонимам *Procaryota*, они как бы принижают таксономическую значимость этого термина, а с другой, переименовывая *Cyanophyta* в цианобактерии (*Cyanobacteriales*), значимость слова «бактерии» повышают. Но если отказываться от таксономического наименования «*Bacteria*» (в пользу наименования «*Procaryota*»), то зачем тогда называть синезеленые водоросли бактериями? Уж если не соглашаться с традиционным названием «синезеленые водоросли», то логичнее использовать для них какой-нибудь нейтральный термин, например, «цианеи» (Тахтаджян, 1974) или назвать их «цианопрокариотами».

По-видимому, прежде чем делать окончательный вывод о переименовании *Cyanophyta* в *Cyanobacteria* (*Cyanobacteriales*), бактериологам стоило бы еще раз обсудить вопрос о целесообразности отказа от традиционного термина «*Bacteria*» как наименования конкретного таксона прокариотических организмов. Мы склонны сохранить этот термин для обозначения нефотосинтезирующих прокариот (см. таблицу). Включение в наименования фотосинтезирующих прокариот слова «бактерии» при таком подходе оказывается неоправданным. Это слово (по отношению к фотосинтезирующим прокариотам), вероятно, можно сохранить условно только для устоявшихся общепринятых наименований (таких, как фотосинтезирующие бактерии). Поэтому, несмотря на смысловое совпадение принятого нами деления фототрофных прокариот с тем, которое предложено в 1978 г. N. Gibbons и R. Murray (см. таблицу),[7] мы употребляем иные наименования таксонов. Из-за различия в теоретических подходах к построению классификации фотосинтезирующих прокариот в сравниваемых классификациях разными оказываются также ранги и расположение таксонов.

В заключение напомним еще, что традиционное причисление *Cyanophyta* к водорослям (*Algae*) вопреки мнению R. Stanier (1977 : 79—81) основано не на знании о сходстве между клетками *Cyanophyta* и хлоропластами эукариотических водорослей, а скорее на неточном представлении ранних альгологов о произрастании водорослей только в водной среде, и что название «водоросли» (*Algae*), как и термин «микроорганизмы», не является обозначением таксона. Под этим наименованием объединяют группу разнородных отделов живых существ, а потому оно приложимо как к эукариотическим, так и к прокариотическим организмам (ср. Friedmann, цит. по: Zehnder, 1977; Geitler, 1979).

---

[7] Таксоны, принятые нами на первом этапе деления *Procaryota* (т. е. *Bacteria* и *Photoprocaryota*, см. таблицу), по своему объему (но не по наименованиям и рангам) совпадают с установленными в 1974 г. на том же этапе деления R. Murray («Bergey's Manual. . .», 1974).

В связи со всем изложенным выше мы считаем, что по отношению к синезеленым водорослям следует сохранить общепринятое латинское наименование *Cyanophyta* (или, может быть, *Cyanophycophyta* ?), а название *Cyanobacteria* (*Cyanobacteriales*) отвергнуть, тем более что употребление его уже привело к ошибочному предложению, а именно к предложению подчинить наименования таксонов *Cyanophyta* действию кодекса номенклатуры бактерий.

О предложении подчинить номенклатуру *Cyanophyta* «Международному кодексу номенклатуры бактерий»

На первый взгляд может показаться, что подчинение номенклатуры синезеленых водорослей «Международнму кодексу номенклатуры бактерий» (1978) и их переименование в цианобактерии — действие не столь уж принципиальное и что подобное без ущерба для науки уже давно происходит в отношении эвгленовых водорослей (*Euglenophyta*), которые одни авторы считают растениями, а другие — животными. Однако это не так, а приведенная аналогия крайне поверхностна (Zehnder, 1977). Номенклатурные типы в ботаническом и зоологическом кодексе устанавливаются сходно, методы исследования эвгленовых водорослей ботаниками и зоологами принципиально не отличаются и не ведут к возникновению двух разных систематик эвгленовых, скажем, «ботанической» и «зоологической». Иначе обстоит дело в отношении синезеленых водорослей.

Как следует из рассматриваемого предложения Подкомитета по фототрофным бактериям ICSB (Stanier et al., 1978), основной причиной, побудившей бактериологов сделать вывод о необходимости подчинения наименований синезеленых водорослей кодексу номенклатуры бактерий (помимо признания *Cyanophyta* бактериями), явилось различие в толковании номенклатурного типа в бактериологическом и ботаническом кодексах. Если по ботаническому кодексу «типовые экземпляры названий таксонов. . . не могут быть ни живыми растениями, ни культурами» («International Code of Botanical Nomenclature», 1978, статья 9.5, с. 9), то по «Международному кодексу номенклатуры бактерий» (1978, правило 18, с. 49) «всегда, когда возможно, типом вида или подвида является обозначенный штамм. Типовой штамм берется в виде живой культуры организма. . .», причем чистой.

Различия в трактовке номенклатурного типа в ботанике и бактериологии связаны с различиями в самой методике работ в систематике растений и бактерий. Поэтому предложение подчинить номенклатуру *Cyanophyta* бактериологическому кодексу на деле означает призыв изменить сам стиль работы систематика синезеленых водорослей. Если сейчас систематик *Cyanophyta* при описании новых видов обязан ориентироваться прежде всего на совокупности (популяции) особей, выросших в природе, и в качестве номенклатурного типа обозначать отдельные фиксированные экземпляры из этих совокупностей (или их описания, изображения и др.), то в бактериологии термин «особь» даже не рекомендуется употреблять («Международный кодекс номенклатуры растений», 1978 : 135), новые виды описываются по выделенным из природы чистым культурам, и в качестве номенклатурных типов обозначаются отдельные живые штаммы (т. е. совокупности особей).[8] Различия в методах работы систематика-альголога и систематика-бактериолога станут еще очевиднее, если напомнить, что зарубежные микробиологи исходят из рабочего определения вида бактерий как совокупности штаммов; точнее как типовой культуры совместно с другими культурами, рассматриваемыми исследователями как достаточно сходные с нею (Mandel, 1969; Стейниер и др., 1979б, и др.). При таком подходе изучение разнообразия популяций в природе неоправданно подменяется изучением разнообразия штаммов в коллекциях (Заварзин, 1974 : 22). В значительной степени это различие связано с особенностями строения тела бактерий, малыми их размерами и чрезвычайно слабой морфологической дифференцированностью, что привело к широкому использованию в процессе классифицирования и диагностики бактерий физиолого-биохимических признаков, устанавливаемых, как правило, по чистым культурам (ср. Стейниер и др., 1979б : 7—8).

---

[8] «Международный кодекс номенклатуры бактерий» (1978) фактически является кодексом номенклатуры для культивируемых бактерий.

Синезеленые водоросли обычно крупнее и морфологически более дифференцированы, чем бактерии. В связи с этим в их систематике доминирует морфологический подход. Использование терминов «особь», «индивид» у *Cyanophyta* возможно (Кондратьева, 1965, 1975). Определение видов по отдельным (или немногим) экземплярам широко применяется в процессе флористических, гидробиологических и других исследований. Диагнозы видов *Cyanophyta*, учтенных в общеизвестных сводках, составлены на основании знаний об индивидах, выросших в природе. Сам вид рассматривается не как группа штаммов, но как имеющая свою историю развития и играющая определенную роль в экономике природы совокупность клонов или популяций. Издавна признается также ценность применения для решения проблем таксономии *Cyanophyta* также метода культур (Голлербах, 1941; Полянский, 1956; Zehnder, 1977, и др.), в том числе чистых, позволяющих проводить физиолого-биохимические исследования. Однако информацию, получаемую при помощи метода культур, чаще всего рассматривают только как дополнительную. Метод культур «сам по себе. . . не может служить для установления систематических категорий, так как . . . бессилен решить вопрос о месте той или иной группы в экономии природы» (Скабичевский, 1945 : 12).

Идентификация видов синезеленых водорослей, длительно выращиваемых в культуре (без наличия исходного для них, собранного в природе и предварительно зафиксированного альгологического материала), нередко крайне затруднительна, а то и невозможна, так как многие признаки, свойственные виду в естественных местообитаниях, в культуре часто не проявляются. Для того чтобы их обнаружить, пришлось бы произвести специальные исследования, направленные на определение условий, благоприятных для проявления этих признаков (ср. Geitler, 1979). Поэтому было бы неправильным вслед за R. Stanier с соавторами (1971) сам факт регулярного необнаруживания в культуре конкретных видовых или родовых (по современным определителям) признаков рассматривать как доказательство низкой таксономической ценности этих признаков. Таксономический вес признака следует устанавливать в условиях, обычных для произрастания вида, т. е. по материалам, собранным непосредственно в природе. Вопрос о специфике вида решается на эволюционном и экологическом уровнях (Шварц, 1969). В наших опытах характерная для водоемов (Кондратьева, 1968) колониальная форма роста *Microcystis aeruginosa* Kuetz. emend. Elenk. при длительном выращивании в условиях лаборатории сменялась одноклеточной, в клетках часто исчезали газовые вакуоли. Водоросль становилась сходной с *Synechocystis* Sauv. Правильно идентифицировать такие образцы культуры без знания свойств исходного посевного материала (или проведения специальных исследований) было бы затруднительно. Однако эти факты отнюдь не означают, что в данном случае признаки «колониальная форма роста» и «наличие газовых вакуолей» следует отвергнуть как таксономически малоценные. Они лишь пополняют сведения о том, что длительно поддерживаемые в лаборатории штаммы (даже в регулируемых условиях) не могут служить эталоном для установления наименований видов *Cyanophyta* и рассматриваться в качестве их номенклатурных типов. Затрудняют использование штаммов *Cyanophyta* как номенклатурных типов видов склонность многих форм синезеленых водорослей при определенных условиях задерживать свое развитие на промежуточных этапах, поливариантность путей развития (Кондратьева, 1975), вероятность появления мутаций под воздействием экстремальных факторов, используемых при очистке культур, и др. Появляется все больше сведений о широкой изменчивости в зависимости от условий выращивания не только морфологических, но также физиолого-биохимических свойств *Cyanophyta*. И даже если впоследствии будет разработана методика достоверной дискриминации культивируемых видов *Cyanophyta* по каким-либо их химическим свойствам (например, особенности ДНК), дающая принципиально важную информацию для разработки самой классификации этих организмов, все же при массовой идентификации форм *Cyanophyta* в процессе флористических, гидробиологических и других исследований она не сможет конкурировать с быстрыми, проверенными опытом морфологическими приемами.

Существующий кодекс номенклатуры бактерий непригоден для нужд исследователей естественных популяций *Cyanophyta*, препятствует описанию новых видов по материалам, непосредственно собранным в природе, и поэтому не может быть принят альгологами. Свой протест против предложения подчинить номенклатуру *Cyanophyta* действию «Международного кодекса номенклатуры бактерий» уже высказали многие известные ученые (Bourelly, 1979; Geitler, 1979; Golubić, 1979; Siemińska, 1979, и др.). Под статьей S. Golubić (1979), акцентировавшего внимание на экологическом аспекте вопроса, в знак согласия с основными ее положениями подписались 25 исследователей синезеленых водорослей. Принятие предложения подчинить номенклатуру синезеленых водорослей ныне действующему кодексу номенклатуры бактерий приведет к неоправданному расколу между исследователями культивируемых *Cyanophyta* и учеными, изучающими эти организмы по материалам, собранным в природе (Golubić, 1979), и обусловит параллельное существование двух разных номенклатурных систем, а в крайнем случае даже двух отличающихся между собой систематик *Cyanophyta* (ср. Komárek, цит. по: Zehnder, 1977): традиционной (но все развивающейся и все шире использующей новые для нее методы), основанной прежде всего на изучении естественных популяций, и основанной на исследовании аксенических штаммов и на деле игнорирующей достижения прошлого. Это не может не осложнить взаимопонимание ученых и внесет путаницу.

Если принять критикуемое предложение, то до 1 I 1985 будут опубликованы (по сути бактериологами, так как вряд ли квалифицированные альгологи согласятся участвовать в этой работе) так называемые «одобренные» (бактериологами же) списки наименований синезеленых водорослей. Для этого придется пересмотреть наименования около 2 тыс. видов *Cyanophyta*, что за такой короткий срок может быть произведено только чисто формально, тем более что в аксеническую культуру пока введены лишь очень немногие виды синезеленых водорослей.

Тем не менее, согласно «Международному кодексу номенклатуры бактерий» (1978, правило 24а, с. 56), все другие, не вошедшие в «одобренный» список наименования видов «. . .не будут в дальнейшем иметь положения в номенклатуре [9] . . . и станут таким образом доступными для повторного использования при наименовании новых таксонов». Это не может не привести к возникновению множества омонимов. Если учесть, что, несмотря на публикацию так называемых одобренных списков, гидробиологи, флористы и другие исследователи будут продолжать пользоваться уже имеющимися определителями (основанными на правилах ботанической номенклатуры) и вместе с тем будут вынуждены учитывать также новые для науки виды, описываемые бактериологами, которым, исходя из правил бактериологического кодекса, могут быть приданы наименования видов, не учтенных в так называемых одобренных списках, то станет ясным, что во многих случаях по литературным данным трудно будет понять, о каких же собственно водорослях идет речь.

---

[9] «Международный кодекс ботанической номенклатуры» («International code of botanical nomenclature. . .», 1978) исходные даты, необходимые для решения вопросов приоритета представителей самого крупного класса *Cyanophyta*, а именно гормогониевых водорослей (под названием *Nostocaceae homocystea* и *Nostocaceae heterocysteae*) относит к концу XIX в.

Затруднения внесет также требование бактериологического кодекса после введения видов в культуру прежние их номенклатурные типы (основанные на мертвых экземплярах, изображениях индивидов и пр.) заменять новыми, основанными на «обозначенном штамме». Это, если учесть изменчивость *Cyanophyta* в культуре, может привести к принципиальному изменению самой сущности трактовки ряда видов.[10]

Таким образом, вместо предполагаемого упорядочивания номенклатуры, содействующего изучению *Cyanophyta*, принятие предложения Подкомитета по фототрофным бактериям ICSB подчинить номенклатуру *Cyanophyta* действию бактериологического кодекса приведет только к дополнительным, логически и научно неоправданным осложнениям.

В связи со всем изложенным выше (по крайней мере на современном этапе развития знаний) наименования таксонов *Cyanophyta* следует по-прежнему подчинять действию ботанического кодекса номенклатуры («International code of botanical nomenclature. . .», 1978). Вместе с тем можно согласиться с авторами предисловия к первому изданию «Международного кодекса номенклатуры бактерий» (1978 : 30), которые полагают, что различия в терминологии, а иногда и основных положениях в трех существующих биологических кодексах номенклатуры (ботанический, зоологический и бактериологический) «возникли из-за своеобразного независимого развития» ботаники, зоологии и микробиологии и что «организация, которая может облегчить любую попытку примирить эти межотраслевые различия, должна представлять биологию как целое» (там же). Односторонний подход (как это случилось при рассмотрении бактериологами вопроса о номенклатуре синезеленых водорослей) успеха не принесет.

Все сказанное в настоящей статье ни в коем случае нельзя воспринимать как недооценку общей значимости работы бактериологов в области исследования синезеленых водорослей. Их вклад в науку о *Cyanophyta* безусловно велик. Но если бы удалось избежать принципиальных разногласий альгологов и бактериологов в отношении основных подходов к разработке систематики *Cyanophyta*, успехи могли бы стать гораздо более значительными.

Начало преодоления этого разногласия могло бы быть положено, если бы бактериологи сочли возможным согласиться со следующими требованиями (ср. Bourrelly, 1979; Golubić, 1979, и др.):

1. При введении синезеленых водорослей в культуру собранный в природе исходный для штамма посевной материал необходимо идентифицировать и описывать по общепризнанной в альгологии методике, консервировать и хранить (вместе с соответствующим описанием и иллюстрациями) в той же лаборатории, в которой будет поддерживаться штамм.
2. Уже поддерживаемые в коллекциях штаммы *Cyanophyta* в случае необходимости переопределить по общеизвестным в альгологии сводкам, а если это окажется невозможным (например, из-за значительного изменения водоросли в процессе культивирования), то латинские названия видов, под которыми культуры в коллекции фигурируют, взять в кавычки или даже заменить условными шифрами и только после этого начинать специальное исследование.
3. Четко отличать классификацию штаммов синезеленых водорослей от общей классификации *Cyanophyta*.

В будущем альгологи совместно с бактериологами, должны, исходя из общих установок ботанического и бактериологического кодексов, совместными усилиями разработать международный кодекс номенклатуры культивируемых микроскопических водорослей, который, как и «Международный кодекс номенклатуры для культурных растений» (1974), будет давать дополнительные установки в отношении номенклатуры культивируемых форм. Но в целом (по крайней мере на данном этапе развития знаний) наименования всех водорослей (в том числе *Cyanophyta*) должны регулироваться правилами «Международного кодекса ботанической номенклатуры».

---

[10] Уже в самом «Международном кодексе номенклатуры бактерий» (1978 : 84) указано, что «. . .неоднократные пересевы могут привести к фенетическим или генетическим (разрядка наша. — *Н. К.*) изменениям бактерий». Эти изменения вряд ли во всех случаях удастся своевременно учесть.

В заключение еще раз подчеркнем, что термины «*Procaryota*» и «*Bacteria*» не являются синонимами. От названия «цианобактерии» (*Cyanobacteriales* Stanier) следует отказаться в пользу наименования синезеленые водоросли (*Cyanophyta*). Отдел *Cyanophyta* совместно с отделом *Prochlorophyta* может быть выделен в особое подцарство *Procaryophycobionta* (прокариотические водоросли). Предложение бактериологов подчинить номенклатуру *Cyanophyta* действию «Международного кодекса номенклатуры бактерий» (1978) необходимо отвергнуть. По крайней мере на данном этапе развития знаний номенклатура синезеленых водорослей должна по-прежнему подчиняться правилам «Международного кодекса ботанической номенклатуры». Целесообразно обсудить вопрос о создании международного кодекса номенклатуры культивируемых микроскопических водорослей, и в том числе синезеленых.

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М. (1941). О понятиях «тип» и «изменчивость» в систематике водорослей (критический разбор воззрений Чурда). Сов. бот., 3. — Голлербах М. М., Кукк Э. Г. (1964). Положение синезеленых водорослей в системе растительного мира и их филогенетические связи. В кн.: Биология синезеленых водорослей. М., Изд. МГУ. — Гусев М. В., Минеева Л. А. (1978). Микробиология. М., Изд. МГУ. — Гусев М. А., Никитина К. А. (1979). Цианобактерии (физиология и метаболизм). М., Наука. — Заварзин Г. А. (1974). Фенотипическая систематика бактерий (пространство логических возможностей). М., Наука. — Зеров Д. К. (1972). Очерк филогении бессосудистых растений. Киев, Наукова думка. — Кондратьева Н. В. (1965). До питання про індивідуальність у гормогонієвих водоростей. Укр. бот. ж., 22, 4. — Кондратьева Н. В. (1968). Вопросы морфологии и систематики *Microcystis aeruginosa* Kuetz. emend. Elenk. и близких к нему видов. В кн.: «Цветение» воды. Киев, Наукова думка. — Кондратьева Н. В. (1975). Морфогенез и основные пути эволюции гормогониевых водорослей. Киев, Наукова думка. — Кондратьева Н. В., Чопик В. I. (1979). Теоретичні проблеми сучасноі систематики живих організмів. Укр. бот. журн., 36, 4. — Майр Э. (1971). Принципы зоологической систематики. М., Мир. — Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый одиннадцатым конгрессом. (1974). (Сиэтл, август, 1969). Л., Наука. — Международный кодекс номенклатуры бактерий. (1978). М., Наука. — Международный кодекс номенклатуры для культурных растений. (1969). Сформулированный и принятый международной комиссией по номенклатуре культурных растений Международного союза биологических наук (МСБН) (1974). Л., Наука. — Никитин Д. И. (1974). Порядок эубактерии (*Eubacteriales*). В кн.: Жизнь растений, 1. М., Просвещение. — Полянский В. И. (1956). О виде у низших водорослей. Комаровские чтения, IX. М.; Л., Изд. АН СССР. — Седова Т. В. (1977). Основы цитологии водорослей. Л., Наука. — Седова Т. В., Голлербах М. М. (1977). К вопросу о соотношении синезеленых водорослей и бактерий в системе растительного мира. В кн.: Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны (Матер. межвуз. конф., Киров, 24—27 V 1977). Пермь. — Скабичевский А. П. (1945). О виде водорослей и подчиненных ему категориях. В кн.: Научная конференция, посвященная 25-летию института (26—28 XII 1945). Сб. автореф. и тез. Омский гос. мед. инст. Омск. — Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж. (1979а). Мир микробов, 1. М., Мир. — Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж. (1979б). Мир микробов, 3. М., Мир. — Тахтаджян А. Л. (1973). Четыре царства органического мира. Природа, 2. — Тахтаджян А. Л. (1974). Растения в системе организмов. В кн.: Жизнь растений, 1. М., Просвещение. — Шварц С. С. (1969). Эволюционная экология животных. (Тр. Инст. экол. раст. и животных. Уральск научн. центр, 65). Свердловск. — Bergey's Manual of determinative bacteriology. (1974). 8-th ed. R. E. Buchanan et N. E. Gibbons co-editors. Baltimore. — Bourrelly P. (1979). Les Cyanophyceen algues ou bacteries? Rev. Algolog., Nov. sér., 14, 1. — Chadefaud M. (1978). Sur la notion de *Prochlorophytes*. Rev. Algolog., Nov. sér., 13, 3. — Echlin P., Morris J. (1965). The relationship between bluegreen algae and bacteria. Biol. Rev., 40, 2. — Geitler L. (1979). Einige kritische Bemerkungen zu neuen Zusammenfassenden Darstellung

der Morphologie und Systematic der Cyanophyceen. Pl. Syst. Evol., 132, 1—2. — Gibbons N. E., Murray R. G. (1978a). Proposal concerning the higher taxa of bacteria. Int. J. Syst. Bacteriol., 28, 1. — Gibbons N. E., Murray R. G. (1978b). Validation of *Cyanobacteriales* Stanier in Gibbons and Murray 1978 as a new order of the kingdom *Procaryotae* Murray 1968, and of the use of neuter plural endings for *Photobacteria* and *Scotobacteria* classes nov. Gibbons and Murray 1978. (Request for an Opinion). Int. J. Syst. Bacteriol., 28, 2. — Golubić S. (1979). *Cyanobacteria* (blue-green algae) under the bacteriological code? An ecological objection. Taxon, 28, 4. — International code of botanical nomenclature. Adopted by the twelfth International botanical Congress, Leningrad, July 1975. Prepared and edited by E. A. Stafleu et al. (1978). Bohn, Scheltema Holkema, Utrecht. — Lewin R. A. (1976). *Prochlorophyta* as a proposed new division of algae. Nature, 261, 5562. — Lewin R. A. (1977a). *Prochlorophytes.* J. Phycol., 13, 2, Suppl. — Lewin R. A. (1977b). Prochloron, type genus of *Prochlorophyta.* Phycologia, 16, 2. — Lewin R. A., Cheng L. (1975). Associations of microscopic algae with didemnid ascidians. Phycologia, 14, 3. — Mandel M. (1969). New approaches to bacterial taxonomy: perspective and prospects. Ann. Rev. of Microbiol., 23. — Maugh Th. H. (1977). Phylogeny: are methanogens a third class of life. Sciene, 198, 4319. — Murray R. G. (1962). Fine structure and taxonomy of bacteria. In: Microbiol. classification. Twelfth symposium on the society for general microbiology held at the Royal Institution, London, april 1962. — Pringsheim E. G. (1949). The relationship between *Bacteria* and *Myxophyceae.* Bact. Rev., 13. — Siemińska J. (1979). Pozycja sinić (*Cyanophyta*) w swiecie organizmów. Kosmos, Ser. A, Biologia, 4, (159). — Stanier R. Y. (1977). The position of cyanobacteria in the world of phototrophs. Carlsberg Res. Commun., 42, 2. — Stanier R. Y., Kunisawa R., Mandel M., Cohen-Bazire G. (1971). Purification and Properties of unicellular bluegreen algae (Order *Chroococcales*). Bact. Rev., 35, 2. — Stanier R. Y., Sistrom W. R., Hansen T. A., Whitton B. A., Castenholz R. W., Pfennig N., Gorlenko V. N., Kondratieva E. N., Eimhjellen K. E., Whittenbury R., Gherna R. L., Trüper H. G. (1978). Proposal to place the nomenclature of the *Cyanobacteria* (blue-green algae) under the rules of the International Code of nomenclature of bacteria. Int. J. of Systematic Bacteriol., 28, 2. — Stanier R. Y., van Niel. (1962). The concept of a bacterium. Arch. für Microbiol., 42. — Withers N. W., Alberte R. S., Lewin R. A., Thornber Ph. J., Britton G., Goodwin T. W. (1978). Photosynthetic unit size, carotenoids and chlorophyll-protein composition of *Prochloron* sp., a procaryotic green alga. Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 75, 5. — Woese C. R., Fox G. E. (1977). Phylogenetic structure of the procariotic domain: the primary kingdom. Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 74, 11. — Zehnder A. (1977). 7. Symposium über Fragen der Cyanophytentaxonomie in Lednice (ČSSR), 29 VII—8 VIII 1976. Verhandlungsbericht. Schweiz. Z. Hydrologie, 39, 2.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 5 II 1980.

SUMMARY

The results of critical analysis of the proposal of bacteriologists to place the nomenclature of *Cyanophyta* (cyanobacteria) under the rules of the International code of nomenclature of bacteria (1978) have been observed. A problem of the position of the blue-green algae in the system of living organisms is discussed.

УДК 581.526.33

А. П. Сокол

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ БОЛОТНЫХ РАСТЕНИЙ (БОЛОТА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА)

A. P. SOKOL. ECOLOGICAL SCALES OF MARSH PLANTS (THE BOGS OF THE NORTHEASTERN PART OF THE PECHORA-ILYCH RESERVE)

Приведены экологические шкалы болотных растений, обитающих на мезотрофных и евтрофных участках болот. Вычислены количественные оценки взаимосвязи болотных растений с химическим составом верхних слоев торфа и уровнем болотных вод. Выявлены локальные растения-индикаторы эдафических условий местообитаний.

Все больший интерес у ботаников, экологов, почвоведов вызывает экологическая приуроченность болотных растений к условиям местообитаний. Данные по этому вопросу на примере разных регионов имеются в работах И. Д. Богдановской-Гиенэф (1928, 1969), M. Kotilainen (1928, 1933), Х. Х. Трасса (1960), Г. Ф. Бачуриной (1964), К. Брундзы (1965), В. В. Гороховой (1967), О. С. Малакаускене (1967), К. К. Буш, А. А. Аболинь (1968), С. Н. Тюремнова, И. Ф. Ларгина (1968), М. С. Боч и др. (1969), М. С. Боч (1972), М. С. Боч, Н. Г. Солоневич (1972), T. Jeglum (1971), А. А. Ниценко (1972), Н. А. Белоусовой (1972), Ю. С. Прозорова (1973), У. Валка (1973), К. Ф. Хмелева (1973), W. Lötschert и T. Gies, (1973), Gies и Lötschert (1973), Ю. Ю. Мальцюса (1974), Р. Н. Алексеевой (1975), А. П. Сокола (1975а, б, 1978а, б, 1980), З. С. Ефимовой, А. П. Сокола (1976).

В районе исследования на болотах были описаны 50 пробных площадей и на них отобрано 100 образцов торфа для химического анализа из горизонтов 0—25 и 25—50 см и замерен уровень стояния болотных вод. Образцы торфа анализировали на ботанический состав, в них определяли зольность, pH (KCl), подвижные формы азота, калия, фосфора, железа и магния. Азот определяли по методу И. В. Тюрина и М. Н. Кононовой, фосфор, калий и железо — в вытяжке А. Т. Кирсанова, а кальций и магний — комплексометрическим методом с трилоном Б.

Материал собирали летом 1973 г. преимущественно на мезотрофных и евтрофных сфагновых болотах, расположенных в районе предгорий Северного Урала (возвышенность Большая Парма). Заболоченность в этом районе заповедника достигает 12—15% (Боч, Василевич, 1976).Применяя ландшафтно-геоморфологическую классификацию болот Е. А. Галкиной (1959) и К. Е. Иванова (1975), исследованные нами болота мы отнесли к следующим классам болотных урочищ: 1) сточные котловины, 2) подножия склонов, 3) пойменные.

Болота класса сточных котловин веероввидной формы. Редкие кочки заняты кустарниково-пушицево-морошково-сфагновым сообществом (Betula nana—Eriophorum vaginatum—Rubus chamaemorus—Sphagnum fuscum). Мочажины и межкочья заняты пухоносово-сфагновыми сообществами (Baeothryon caespitosum—Sphagnum majus). Болота этого класса подстилаются низинным осоковым торфом.

Распределение растений по группам трофности на болотах предгорного Урала (северо-восточный участок Печоро-Илычского заповедника)

Вид	Горизонт	Зольность, %	pH (KCl)	K_2O, мг/100 г	N легко гидролизуемый, %	P_2O_5, мг/100 г	Ca, мг-экв/100 г	Mg, мг-экв/100 г	Fe_2O_3, мг/100 г	Уровень воды, см
Растения олиготрофных участков болот										
Empetrum nigrum L.	I	0.9—3.9	2.6—4.2	15.4—65.6	0.02—0.2	18.5—24.5	13.6—42.8	4.5—9.4	21.0—38.0	14—45
	II	1.2—4.1	2.5—4.4	11.8—55.2	0.02—0.1	19.0—21.3	11.8—42.9	4.1—8.6	19.0—36.9	
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	I	2.0—3.8	2.0—3.9	100.0—135.0	0.03—0.1	11.8—21.3	12.9—59.9	4.0—18.0	21.0—40.0	16—45
	II	2.2—3.9	2.2—4.1	90.0—147.0	0.04—0.2	9.2—25.3	8.0—45.2	3.4—14.9	19.0—37.9	
Drosera anglica Huds.	I	1.4—3.5	2.8—4.1	19.4—61.9	0.07—0.2	3.8—26.5	9.5—40.5	6.0—11.0	17.0—35.1	4—16
	II	2.0—3.8	2.9—3.9	19.8—50.5	0.06—0.1	4.9—19.9	10.5—36.8	6.3—9.0	17.1—28.7	
Растения олигомезотрофных участков болот										
Andromeda polifolia L.	I	2.1—6.0	2.6—4.6	40.0—150.0	0.04—0.2	4.5—21.3	12.9—86.9	4.0—30.0	6.0—68.5	5—45
	II	1.9—5.8	2.2—4.5	25.0—140.0	0.02—0.2	сл.—41.4	8.0—67.2	3.4—19.7	19.0—37.9	
Ledum palustre L.	I	2.3—5.8	2.3—3.8	25.0—143.2	0.07—0.2	4.5—48.3	11.9—42.9	4.0—18.0	28.8—296.8	13—45
	II	2.6—6.4	2.4—3.7	21.4—137.3	0.05—0.1	2.9—41.4	11.0—42.3	3.4—14.9	17.3—213.5	
Oxycoccus palustris Pers.	I	2.1—6.1	2.0—4.5	55.0—148.9	0.04—0.2	8.8—48.3	12.9—79.9	4.0—29.8	21.0—40.0	14—45
	II	2.2—5.0	2.1—4.4	25.0—142.3	0.02—0.09	сл.—41.4	8.0—67.2	3.4—19.7	19.0—37.9	
Vaccinium myrtillus L.	I	2.5—7.1	2.5—4.2	80.0—150.0	0.03—0.2	11.8—29.3	12.9—79.9	4.0—18.0	21.0—68.0	12—45
	II	2.8—7.0	2.7—4.0	73.3—157.0	0.04—0.1	9.2—24.4	8.0—67.2	3.4—15.7	19.0—56.9	
V. uliginosum L.	I	2.1—6.1	2.6—4.1	76.9—150.0	0.05—0.1	11.7—24.5	12.9—79.9	4.0—18.0	21.0—69.0	15—45
	II	2.7—6.0	2.3—3.8	62.0—137.0	0.04—0.1	9.2—21.4	8.0—67.2	3.4—14.9	19.0—58.9	
V. vitis-idaea L.	I	2.0—6.0	2.6—4.7	86.0—150.0	0.04—0.2	11.8—29.3	12.9—79.3	4.4—18.6	21.0—65.3	20—45
	II	2.6—6.9	2.2—4.5	73.5—139.6	0.04—0.2	9.2—24.3	8.0—65.2	3.4—15.9	19.0—54.6	
Eriophorum vaginatum L.	I	2.1—6.1	2.9—4.1	100.0—150.0	0.04—0.2	11.8—48.3	12.9—79.9	4.0—16.6	21.0—64.3	9—45
	II	2.2—5.9	3.1—3.9	90.0—157.0	0.05—0.2	9.2—41.4	8.0—67.2	3.4—15.7	19.0—54.5	
Carex globularis L.	I	2.1—5.0	3.1—4.2	30.0—145.0	0.02—0.2	11.8—29.3	12.9—81.8	4.0—23.1	20.0—68.0	15—45
	II	2.2—6.5	2.8—4.5	75.3—140.0	0.4—0.1	9.2—24.3	8.0—76.3	3.4—15.7	18.0—56.9	
C. pauciflora Lightf.	I	2.1—5.5	2.0—3.9	115.0—150.0	0.03—0.1	11.7—48.3	12.9—72.8	4.0—16.6	28.8—223.7	22—41
	II	2.2—5.9	2.0—3.8	100.9—157.0	0.04—0.2	9.2—41.4	8.0—62.0	3.4—15.7	17.3—106.9	
Rubus chamaemorus L.	I	1.7—6.1	2.1—4.5	35.0—150.4	0.04—0.2	7.0—29.3	12.9—80.2	4.0—26.8	11.0—68.0	25—45
	II	2.9—7.0	3.0—4.6	30.0—152.2	0.06—0.2	5.4—25.3	8.0—64.8	3.4—14.7	9.5—56.9	
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	I	2.4—6.1	2.8—4.8	80.0—148.4	0.07—0.2	16.4—24.5	13.7—79.3	4.5—16.6	21.0—68.0	6—35
	II	2.8—5.7	3.4—4.5	75.3—134.5	0.04—0.1	15.8—21.4	11.9—63.9	3.9—15.7	19.0—56.9	
Hylocomium splendens Hedw.	I	3.2—6.0	2.2—4.9	80.5—139.6	0.06—0.1	18.4—29.3	17.0—87.2	6.1—15.1	20.0—35.1	4—40
	II	3.4—6.5	2.4—5.2	75.3—130.2	0.04—0.2	15.8—24.3	10.0—69.8	4.1—15.1	18.0—28.7	
Paludella squarrosa (Hedw.) Brid.	I	3.1—5.8	3.1—4.6	30.0—120.8	0.06—0.1	2.0—19.5	18.5—85.0	7.4—24.8	36.0—52.0	4—7
	II	3.5—6.4	2.9—4.9	25.2—115.1	0.04—0.1	1.8—13.2	14.5—73.3	6.8—16.4	35.1—50.0	
Pleurozium schreberi Brid. (Mitt.)	I	2.7—6.4	2.6—4.5	92.3—145.2	0.03—0.1	16.4—29.3	13.7—79.9	4.5—23.1	20.0—68.0	10—45
	II	2.9—5.8	3.0—4.9	78.4—134.7	0.04—0.09	16.8—24.3	11.9—67.2	3.9—15.2	18.0—56.9	

Polytrichum commune Hedw.	I	2.8—6.0	2.3—4.1	92.3—150.0	0.03—0.08	11.8—24.5	12.9—89.3	4.0—16.6	21.0—63.8	10—35
	II	2.8—5.8	2.4—3.7	78.4—157.0	0.01—0.1	9.2—21.4	8.0—63.9	3.4—15.7	19.0—56.7	
P. strictum S.	I	2.0—5.1	2.2—4.1	80.0—150.0	0.07—0.2	11.8—24.5	12.9—79.6	4.0—18.0	21.0—67.4	16—41
	II	1.6—5.5	24.—4.2	90.0—157.0	0.04—0.11в	9.2—21.4	8.0—67.2	3.4—14.9	19.3—57.6	
Sphagnum angustifolium	I	2.5—5.6	2.4—4.6	72.8—148.4	0.02—0.2	17.5—24.5	13.7—81.6	4.5—11.1	26.0—68.0	15—45
(Russ.) C. Jens.	II	2.4—6.0	3.0—4.6	61.9—134.5	0.03—0.1	17.5—25.3	11.8—73.6	3.9—9.0	17.9—56.9	
S. balticum (Russ.) C. Jens.	I	2.6—6.4	3.1—4.9	19.2—72.4	0.03—0.2	8.0—26.5	9.5—80.1	4.5—11.0	21.0—68.0	5—30
	II	3.2—7.2	3.4—5.4	19.4—61.9	0.02—0.09	6.5—19.9	10.5—79.9	3.6—9.0	17.0—56.0	
S. fallax Klinggr.	I	2.0—6.0	2.7—4.8	89.2—145.0	0.04—0.2	16.4—29.3	18.5—89.2	6.1—16.6	21.0—38.1	19—41
	II	2.7—6.5	2.9—4.9	78.0—140.0	0.03—0.1	15.8—24.3	14.5—73.9	4.1—15.7	19.0—33.7	
S. fuscum (Schimp.) Klinggr.	I	2.4—3.9	2.4—3.5	20.0—150.0	0.03—0.2	12.6—17.5	21.1—79.9	10.2—18.0	6.0—32.0	19—46
	II	2.8—5.2	2.2—4.8	19.4—157.0	0.04—0.2	10.8—25.3	19.2—67.2	9.0—14.9	5.9—28.0	
S. magellanicum Brid.	I	1.5—6.5	2.0—5.1	78.5—148.4	0.03—0.2	17.5—48.3	10.1—81.1	4.5—16.6	21.0—68.0	4—40
	II	2.9—6.0	3.0—5.3	62.9—134.5	0.04—0.2	16.5—41.4	9.5—74.2	3.9—15.4	19.0—56.9	
S. majus (Russ.) C. Jens.	I	2.5—5.1	3.1—4.6	19.5—135.0	0.07—0.2	11.8—27.3	12.9—83.4	4.0—9.9	40.0—55.0	3—9
	II	2.8—5.5	2.9—4.5	18.0—139.0	0.05—0.2	9.2—25.2	8.0—74.4	3.4—8.4	37.9—67.0	
S. nemoreum Scop.	I	2.5—6.4	3.5—4.7	13.5—150.0	0.07—0.2	2.0—28.8	49.3—119.3	4.8—29.3	32.0—46.0	7—45
	II	3.0—6.5	3.4—4.9	12.9—157.0	0.04—0.1	сл.—26.4	38.2—68.8	6.7—27.4	21.4—37.8	
S. papillosum H. Lindb.	I	2.5—6.1	3.0—5.0	19.0—135.0	0.06—0.1	11.8—27.3	12.9—67.2	4.0—18.0	27.1—55.0	0—20
	II	2.7—6.4	3.3—4.8	18.0—139.0	0.04—0.09	10.8—19.0	8.0—58.3	4.0—14.9	21.7—53.0	
S. russowii Warnst.	I	2.6—6.1	2.1—4.6	8.0—150.0	0.07—0.2	11.8—24.5	12.9—81.6	4.0—16.5		27—45
	II	2.8—6.0	2.0—4.6	7.5—157.0	0.04—0.1	9.2—25.3	8.0—74.2	3.4—15.6		

Растения мезоевтрофных участков болот

Baeothryon alpinum (L.) Pers.	I	3.9—11.5	4.1—6.2	23.5—50.5	0.06—0.1	15.3—45.4	20.1—135.0	4.6—21.8	32.0—52.1	0—37
	II	4.2—14.5	3.9—6.4	19.8—47.1	0.07—0.2	17.5—41.5	19.4—85.3	5.6—18.5	30.2—48.0	
Carex caespitosa L.	I	3.9—8.5	4.0—5.8	80.0—150.5	0.03—0.1	17.5—47.5	19.5—187.8	5.3—12.9	32.0—53.6	12—40
	II	4.3—10.8	4.8—6.8	76.0—137.5	0.04—0.2	19.8—41.7	14.5—109.0	5.8—15.1	30.2—67.9	
C. chordorrhiza Ehrh.	I	4.2—9.5	L 3.8—5.9	80.0—150.0	0.04—0.1	15.8—48.3	21.3—109.8	5.3—14.4	36.0—53.0	15—34
	II	4.6—12.5	3.9—6.1	97.0—137.3	0.02—0.2	25.0—41.4	19.5—109.8	5.9—15.7	41.8—61.5	
C. diandra Schrank	I	3.9—12.8	3.5—6.6	30.0—110.0	0.04—0.1	16.0—24.0	119.3—135.0	14.8—23.1	36.0—52.0	9—21
	II	5.6—14.9	3.7—6.0	25.0—115.2	0.02—0.1	15.2—28.8	68.3—85.3	6.7—15.0	35.1—48.4	
C. rostrata Stokes	V	5.2—5.6	3.4—4.5	34.0—45.0	0.03—0.2	8.8—48.3	21.3—60.4	5.3—29.8	32.0—36.0	14—35
	II	4.0—5.9	3.1—4.5	31.0—35.5	0.05—0.2	сл.—41.4	19.5—56.2	5.8—9.7	29.0—41.8	
Calamagrostis purpurea (Trin.)	I	4.7—10.5	4.6—6.5	139.0—150.0	0.06—0.2	17.1—48.3	18.5—187.2	5.3—23.1	20.0—36.0	10—40
Trin.	II	6.1—11.9	4.8—6.6	132.3—137.5	0.02—0.2	15.2—41.4	19.5—109.8	5.9—15.1	18.0—41.8	
Comarum palustre L.	I	2.8—9.5	2.9—6.2	40.0—150.0	0.04—0.1	4.5—48.3	21.3—187.2	5.3—23.1	16.0—36.0	4—35
	II	4.0—10.5	2.5—5.9	31.9—137.0	0.04—0.2	сл.—41.4	19.5—109.8	5.9—15.1	14.5—41.8	
Equisetum fluviatile Ehrh.	I	2.5—10.5	3.6—5.2	30.0—150.0	0.04—0.1	2.0—48.3	21.3—119.3	5.3—21.1	16.0—46.0	5—30
	II	3.0—14.9	3.2—5.5	19.8—137.0	0.06—0.09	сл.—41.4	19.5—68.3	5.9—19.7	4.5—19.7	
Filipendula ulmaria (L.)	I	3.9—8.8	4.0—6.0	50.0—139.9	0.06—0.1	17.3—40.2	20.0—187.2	6.3—23.1	20.0—35.2	14—45
Maxim.	II	4.0—9.1	4.5—6.0	45.1—130.2	0.07—0.2	15.2—39.5	25.4—109.7	5.7—15.2	18.4—31.0	

Продолжение

Вид	Горизонт	Зольность, %	pH (KCl)	K_2O, мг/100 г	N легко гидролизуемый, %	P_2O_5, мг/100 г	Ca, мг-экв/100 г	Mg, мг-экв/100 г	Fe_2O_3, мг/100 г	Уровень воды, см
Galium palustre L.	I	3.5—10.6	3.8—6.8	85.1—145.3	0.06—0.1	7.1—48.3	18.5—187.0	6.0—23.1	20.0—35.0	7—35
	II	3.8—11.4	4.1—6.5	80.1—136.9	0.09—0.2	15.2—41.3	14.5—110.0	3.6—15.1	18.0—29.2	
Geranium palustre L.	I	3.8—12.5	3.9—6.8	85.1—145.3	0.06—0.1	18.2—29.3	18.5—187.0	4.0—23.1	20.0—35.0	10—30
	II	4.2—14.9	4.2—6.7	80.1—136.9	0.04—0.1	15.2—24.3	14.5—109.7	4.0—15.2	16.0—44.0	
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	I	3.3—7.5	3.4—5.5	95.0—150.8	0.04—0.1	18.5—48.3	19.0—187.0	5.3—12.9	36.0—51.0	10—41
	II	4.1—8.9	3.6—5.8	100.1—137.4	0.02—0.1	17.0—41.4	19.4—109.0	5.9—15.1	41.0—58.4	
Polygonum bistorta L.	I	3.4—12.8	3.9—6.8	30.0—110.0	0.05—0.2	16.4—38.0	17.4—135.0	14.8—23.1	37.0—52.0	8—21
	II	4.6—14.9	3.7—6.7	25.0—110.0	0.06—0.09	15.2—24.3	18.5—85.3	6.7—19.0	35.0—48.0	
Rumex acetosa L.	I	3.4—12.8	3.9—6.6	30.0—110.0	0.07—0.1	15.2—28.4	14.5—135.0	14.8—19.0	36.0—52.0	8—20
	II	4.6—14.9	3.7—6.7	25.0—110.0	0.03—0.2	13.2—26.3	19.5—85.3	6.7—23.1	35.0—48.0	
Sphagnum jensenii H. Lindb.	I	3.3—12.5	3.6—5.3	13.5—157.0	0.06—0.2	15.2—48.3	18.9—187.8	3.5—23.1	20.0—44.0	0—7
	II	4.1—14.5	3.4—4.6	12.4—140.0	0.04—0.26	17.5—39.5	17.4—126.0	5.2—23.1	17.0—44.0	
S. riparium Scop.	I	2.3—9.5	3.1—4.9	30.0—150.0	0.04—0.09	21.2—48.3	19.0—187.0	4.5—18.0	17.0—68.0	0—29
	II	2.7—12.1	3.2—5.2	25.0—137.0	0.05—0.1	17.0—41.3	19.4—109.0	3.6—15.4	14.0—48.0	
S. warnstorfii Russ.	I	3.9—12.3	4.0—6.8	12.5—150.0	0.06—0.2	17.1—48.3	18.5—187.2	5.2—23.1	20.0—41.8	0—40
	II	4.0—14.5	3.9—6.6	12.4—137.0	0.02—0.1	15.2—41.4	14.5—109.8	4.0—15.1	18.0—44.0	
Растения олигомезоевтрофных участков болот										
Betula nana L.	I	2.4—6.8	2.5—6.8	30.0—150.0	0.04—0.2	2.0—48.3	21.3—135.0	5.3—19.1	11.0—52.3	14—45
	II	2.6—11.5	2.2—5.0	19.8—157.0	0.03—0.1	сл.—41.4	19.5—85.3	5.9—14.8	9.5—48.4	
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	I	0.9—7.1	2.0—5.3	40.0—151.1	0.04—0.2	4.5—48.3	12.9—86.9	5.3—17.9	25.9—347.5	5—45
	II	2.1—9.0	2.2—5.4	31.9—137.3	0.01—0.1	2.9—41.4	19.5—67.2	5.8—14.9	24.5—314.1	
Baeothryon caespitosum (L.) A. Dietr.	I	3.0—6.9	3.6—4.9	21.3—122.4	0.05—0.07	8.0—26.5	9.5—60.1	4.5—23.1	21.0—68.0	5—30
	II	3.2—7.2	3.4—5.1	19.4—101.9	0.06—0.1	6.5—19.9	10.5—59.9	3.6—19.0	17.0—56.0	
Carex irrigua Wahlenb.	I	4.1—12.8	2.4—6.6	30.0—150.0	0.03—0.1	2.0—48.3	12.9—19.5	4.0—41.1	36.0—46.0	15—36
	II	4.5—14.9	2.3—5.8	19.8—137.5	0.06—0.2	1.5—41.4	8.0—12.0	3.1—19.0	36.8—40.0	
C. lasiocarpa Ehrh.	I	2.0—12.8	3.2—6.6	80.0—110.0	0.06—0.1	3.8—8.0	120.8—135.0	33.2—41.1	36.0—52.0	9—28
	II	2.6—12.5	3.1—5.0	95.7—105.0	0.04—0.2	3.1—8.8	72.0—85.3	19.0—25.0	40.0—48.4	
C. limosa L.	I	1.5—10.5	2.9—5.4	25.0—50.5	0.05—0.2	1.5—3.9	107.7—119.3	22.6—28.9	38.0—46.0	5—45
	II	1.4—14.9	2.8—4.8	19.8—45.0	0.03—0.2	1.5—3.8	57.6—68.3	16.2—19.0	29.0—35.1	
Equisetum palustre L.	I	3.1—6.8	3.2—4.9	80.0—125.0	0.07—0.1	16.4—29.3	17.0—49.3	6.1—12.1	22.0—35.0	15—45
	II	2.9—6.5	2.9—5.0	75.3—117.9	0.04—0.1	15.8—24.3	10.0—33.9	4.1—9.6	28.7—30.5	
Menyanthes trifoliata L.	I	2.4—12.8	3.4—6.6	30.0—150.0	0.06—0.1	2.0—55.0	21.3—135.0	5.3—41.4	22.0—52.0	5—35
	II	3.0—11.5	3.5—6.8	25.0—137.0	0.02—0.2	1.8—41.4	19.4—72.0	5.9—19.0	14.0—48.4	
Scheuchzeria palustris L.	I	1.4—12.1	2.8—4.5	25.0—145.0	0.04—0.2	2.5—35.0	105.7—120.4	18.6—28.4	35.1—52.4	0—30
	II	1.8—12.5	2.7—4.5	19.0—125.9	0.05—0.2	1.4—42.0	59.8—70.3	6.1—19.1	31.4—54.8	
Sphagnum centrale C. Jens.	I	2.0—6.1	2.8—4.8	8.5—134.0	0.03—0.2	12.6—21.0	41.6—79.9	4.1—23.4	27.1—34.0	3—35
	II	1.9—6.5	2.9—4.6	9.0—128.5	0.04—0.1	10.8—19.1	33.6—67.2	9.0—14.9	21.6—28.1	
S. girgensohnii Russ.	I	2.8—10.5	3.2—6.6	9.2—145.9	0.03—0.1	16.4—48.3	18.5—109.8	6.1—23.1	20.9—41.0	0—35
	II	2.9—14.9	3.1—6.8	7.8—140.0	0.06—0.2	15.2—41.4	14.5—108.8	4.0—15.0	18.0—44.0	

Болота класса подножий склонов имеют наклонную поверхность. Их питание осуществляется ключевыми водами, выходящими из-под склонов Пармы, что обусловливает довольно богатый флористический состав растительных сообществ. Наиболее разнообразным флористическим составом характеризуются кустарниково-осоково-сфагновые (Sphagnum warnstorfii) сообщества окраек болот, примыкающих к склонам возвышенности Большая Парма, где кислотность почти нейтральная. В центральной части болот расположены сообщества из Pinus sylvestris+Picea obovata — Betula nana — Carex lasiocarpa — Sphagnum warnstorfii+S. fallax. Противоположные от Большой Пармы участки заняты более олиготрофными древесно-кустарничково-сфагновыми сообществами — Pinus sylvestris — Betula nana — Vaccinium uliginosum — Carex globularis — Sphagnum nemoreum. Такие болота подстилаются в основном низинной топяно-лесной, осоковой и осоково-сфагновой, реже смешанной залежами.

В долинах лесных ручьев расположены пойменные болота. Для них характерны елово-березово-разнотравно-сфагновые (Sphagnum riparium, S. warnstorfii) сообщества, подстилаемые низинной лесной залежью. Таким образом, болота района достаточно разнообразны и характеризуются контрастными по увлажнению и трофности местообитаниями. Флора болот здесь насчитывает 180 видов.

Из литературных данных (Мазинг, Трасс, 1955; Лопатин, 1972; Брадис, 1972; Сокол, 1975а, б, 1978а, б, 1980; Боч, Мазинг, 1979) известно, что экологические амплитуды для одних и тех же растений в разных регионах различны. Для более южного, борового района заповедника данные нами уже опубликованы (Сокол, 1980). В настоящей статье приводятся экологические шкалы для всех встреченных при описаниях растений более северного района, находящегося в 200 км к северо-востоку от борового района, и показана амплитуда изменения содержания химических элементов и уровня стояния болотных вод (см. таблицу). На этом основании растения распределены по группам трофности, при этом тип питания растений определялся агрохимическими свойствами торфов (Никонов, 1967). При составлении экологических шкал нами учитывалась жизненность растений. Виды растений, встреченные в малых количествах на площадках, не учитывались.

На основании данных трофности торфяного субстрата кустарнички *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus microcarpus*, а из трав *Drosera anglica* обитают в олиготрофных условиях. Для подстилающего эти растения торфа характерны следующие физико-химические параметры: зольность 0.9—4.1%, pH (KCl) 2.0—4.4, содержание подвижных форм: кальция 8.0—59.9 мг-экв/100 г, магния 3.4—18.0 мг-экв/100 г, железа 17.0—40.0 мг/100 г.

Кустарнички — *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*; осоковые — *Carex globularis*, *C. pauciflora*, *Eriophorum vaginatum*; разнотравье — *Rubus chamaemorus*; бриевые мхи *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*, *Paludella squarrosa*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*; сфагновые мхи — *Sphagnum angustifolium*, *S. balticum*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. majus*, *S. nemoreum*, *S. papillosum*, *S. russowii* растут в олигомезотрофных условиях. Местообитания этих растений характеризуются зольностью 1.5—7.1%, pH (KCl) 2.0—5.4, содержанием подвижных форм кальция 8.0—119.3 мг-экв/100 г, магния 3.4—30.0 мг-экв/100 г, железа 6.0—223.7 мг/100 г.

В мезоевтрофную группу растений по трофности (зольность 2.5—14.9%, pH (KCl) 2.9—6.8, подвижные формы кальция 14.5—187.8 мг-экв/100 г, магния 3.5—29.8 мг-экв/100 г, железа 14.5—67.9 мг/100 г) входят следующие растения: из осоковых — *Baeothryon alpinum*, *Carex caespitosa*, *C. chordorrhiza*, *C. diandra*, *C. rostrata*; злаки *Calamagrostis purpurea*; из разнотравья — *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Geranium palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Polygonum* *bistorta*, *Rumex acetosa*; сфагновые мхи — *Sphagnum jensenii*, *S. riparium*, *S. warnstorfii*.

К наиболее широкой евритрофной экологической группе относятся следующие растения: кустарник *Betula nana*; кустарничек *Chamaedaphne calyculata*; из осоковых — *Baeothryon caespitosum*, *Carex irrigua*, *C. lasiocarpa*, *C. limosa*; разнотравье — *Equisetum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Scheuchzeria palustris*; сфагновые мхи: *Sphagnum centrale*, *S. girgensohnii*. Эта группа растений обитает на субстрате с зольностью 0.9—14.9%, pH (KCl) 2.0—6.8, содержанием кальция 8.0—134.0 мг-экв/100 г, магния 3.6—41.1 мг-экв/100 г, железа 9.0—68.0 мг/100 г.

На основании экологических шкал и статистической обработки (Василевич, 1969) выявлены локальные растения-индикаторы. Корреляционные отношения локальных растений-индикаторов с эдафическими факторами следующие: с зольностью у *Carex rostrata* $\eta=0.467$, *Drosera anglica* — 0.368, *Sphagnum fuscum* — 0.541. С pH (KCl) у *Carex pauciflora* $\eta=0.515$, *C. rostrata* — 0.401, *Baeothryon caespitosum* — 0.431, *Rubus chamaemorus* — 0.398. С уровнем стояния болотных вод у *Paludella squarrosa* $\eta=0.435$, *Sphagnum majus* — 0.567, *S. jensenii* — 0.436.

Таким образом, экологические шкалы характеризуют диапазон изменения элементов питания болотных растений и показывают амплитуду изменения уровня стояния болотных вод для этих растений. Выявлены локальные растения-индикаторы количественного содержания элементов питания в верхних слоях торфа болот. Каждый район исследования имеет свои растения-индикаторы того или иного химического состава торфа.

ЛИТЕРАТУРА

Аболинь А. А. (1968). Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига, Зинатне. — Алексеева Р. Н. (1975). Типы болот в бассейне Средней Печоры и закономерности их размещения. Автореф. канд. дис. Л. — Бачурина Г. Ф. (1964). Торфові болота Украïньского Полiсся. Киïв. — Белоусова Н. А. (1972). Некоторые данные по экологии болотных растений. Экология, 4. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1928). Растительный покров верховых болот Русской Прибалтики. Тр. Петергофск. естественнонаучн. инст., 5. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1969). Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа. Л. — Боч М. С. (1972). О применении индикационных свойств растительности болот при установлении их типа питания. В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. — Боч М. С., Василевич В. И. (1976). Комплексные работы Верхне-Печорской экспедиции на территории заповедника. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 13. Сыктывкар. — Боч М. С., Василевич В. И., Игнатенко И. В. (1969). О связи растительности и почв в некоторых типах тундр и полигональных болот. Бот. ж., 54, 8. — Боч М. С., Мазинг В. В. (1979). Экосистемы болот СССР. Л. — Боч М. С., Солоневич Н. Г. (1972). Болота и заболоченные редколесья. В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л. — Брадис Е. М. (1972). Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания. В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. — Брундза К. И. (1965). Индикационные геоботанические исследования низинных болот и торфянистых лугов в Литовской ССР. Бот ж., 50, 4. — Буш К. К., Аболинь А. А. (1968). Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения. В кн.: Вопросы гидролесомелиорации. Рига. — Валк У. (1973). О возможности оценки содержания питательных веществ в почве по росту и распределению деревьев и растительному покрову на верховом болоте. В кн.: Metsandus uurimused, 10. Таллин. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л. — Галкина Е. А. (1959). Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации. Тр. Карел. фил. АН СССР, 15. Петрозаводск. — Горохова В. В. (1967). Исследование содержания некоторых химических элементов в торфяных залежах Ярославской и Костромской областей в различных фитоценозах. В кн.: Природа болот и методы их исследований. Л. — Ефимова З. С., Сокол А. П. (1976). Связь растительности с химизмом вод на некоторых болотах заповедника. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 13. Сыктывкар. — Иванов К. Е. (1975). Водообмен в болотных ландшафтах. Л. — Лопатин В. Д. (1972). Принципы установления границ переходных болот по растительному покрову и задачи дальнейших исследований по диагностике типов болот по растительности. В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. — Мазинг В. В., Трасс Х. Х. (1955). Руководство к геоботаническому исследованию болот. Тарту. — Малакаускене О. С. (1967). Экологический обзор низинного болота Жувинтас. В кн.: Природа болот и методы их исследований. Л. —

Мальцюс Ю. Ю. (1974). Индикаторное значение растительности низинных болот восточной Литвы при определении некоторых физико-агрохимических свойств почвы. Автореф. канд. дис. Вильнюс. — Никонов М. Н. (1967). О некоторых вопросах классификации видов торфа, связанных с его использованием в сельском хозяйстве. В кн.: Природа болот и методы их исследований. Л. — Ниценко А. А. (1972). О понятиях верхового, низинного и переходного в современном болотоведении. В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. — Прозоров Ю. С. (1973). Природные особенности болот Приамурья, их изученность и задачи дальнейших исследований. В кн.: Природные особенности болот Приамурья. Новосибирск. — Сокол А. П. (1975а). Связь некоторых растений с химизмом верхних слоев торфа на примере болот Печоро-Илычского заповедника. Бот. ж., 60, 5. — Сокол А. П. (1975б). Экологические шкалы некоторых болотных растений на примере юго-востока Коми АССР. Тез. докл. XII МБК. Л. — Сокол А. П. (1978а). Динамика химизма торфа в пределах верхних слоев торфяной залежи (на примере болот юго-востока Коми АССР). В кн.: Генезис и динамика болот, I. МГУ. — Сокол А. П. (1978б). Растительность болот как индикатор химического состава верхних слоев торфа (на примере болот Печоро-Илычского государственного заповедника). Автореф. канд. дис. Л. — Сокол А. П. (1980). Экологические шкалы болотных растений. В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., Наука. — Трасс Х. Х. (1960). Анализ флоры низинных болот западной Эстонии. Учен. зап. Тартуск. унив., 93. — Тюремнов С. Н., Ларгин И. Ф. (1968). Растительные группировки торфяных месторождений и химический состав их водной среды. Торф. промышл., 2. — Хмелев К. Ф. (1973). О некоторых особенностях формирования сфагнового покрова на болотах Окско-Донской равнины. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 12. — Gies T., Lötschert W. (1973). Untersuchungen über den Kationengehalt im Hochmoor. II. Jahreszeitliche Veränderungen und Einfluβ der Sphagnen—Vegetation. Flora, 162, 3. — Jeglum J. K. (1971). Plant indikators of pH and water level in peatlands at Candle Lake, Saskatchewan. Canad. J. Bot., 49, 9. — Kotilainen M. (1928). Untersuchungen über der Moore und Beschaffenheit, besonders der Reaction der Torfbodens. Finska Moorkulturver. 7. — Kotilainen M. (1933). Zur Frage der pH-Amplitude einiger Moorpflanzen. Wissensch. Veroff. der Finischen Moorkulturverreins. 13. Helsinki. — Lötschert W., T. Gies. (1973). Untersuchungen über den Kationengehalt im Hochmoor. I. Abstufungen in den Vegetationskomplexen. Flora, 162, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 I 1980.

SUMMARY

The ecological scales of the marsh plants inhabiting mesotrophic and eutrophic swamps have been listed. Quantitative characteristics of interrelations of marsh plants with the chemical content of the upper peat beds and the level of swampy waters were established. Local plants indicating the edaphic conditions of habitats have been distinguished.

СООБЩЕНИЯ

УДК 662.614.2 : 631.542 (571.1)

В. А. Демьянов

О ТЕПЛОТВОРНОЙ СПОСОБНОСТИ ОРГАНИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

V. A. DEMYANOV. ON THE CALORIFIC PROPERTIES OF THE ORGANIC SUBSTANCES OF WOODY PLANTS FROM WESTERN SIBERIA

Приведены данные по теплотворной способности органического материала некоторых древесных пород Западной Сибири. На основании сравнения полученных данных с результатами аналогичных исследований, но выполненных в иных географических районах, высказывается предположение, что существенное влияние на теплотворную способность органического материала оказывают факторы внешней среды.

В результате работ по Международной Биологической Программе (МБП) к настоящему времени накоплены значительные материалы по учету и оценке запасов биомассы лесных насаждений в различных природных зонах (Родин, Базилевич, 1965; Родин, 1970; Уткин, 1969, 1970; Смирнов, 1971; Молчанов, 1971; Казимиров, Морозова, 1973, и др.). Однако в большинстве опубликованных работ по изучению продуктивности биогеоценозов суши в качестве меры биомассы применяются, как правило, весовые показатели и совсем не используется их энергетический эквивалент. Между тем такие данные позволяют не только оценить запасы биомассы того или иного лесного биогеоценоза, но и представляют значительный интерес для изучения круговорота энергии в природных и культурных биогеоценозах. Кроме того, количественное определение энергии в биомассе растительных организмов является еще одним шагом на пути к моделированию искусственных фитоценозов. Специальным Комитетом МБП было рекомендовано выражать количественные данные о биомассе и приростах в количестве запасенной в биомассе энергии и указано на возможность использования в ее расчетах средней теплотворной способности растительного материала, равной 4 ккал на 1 г абсолютно сухого вещества.

За последние годы в нашей стране появилось лишь несколько работ (Голубев и др., 1967; Голубец и др., 1973; Коржинский, 1973; Фрей, 1973), в которых определена продуктивность биогеоценозов, выраженная не только в биомассе, но и в количестве запасенной в ней энергии. Это связано с тем, что при определении суммарного запаса энергии, сосредоточенного в том или ином типе растительного покрова, необходимо иметь данные о теплотворной способности биомассы всех растительных организмов, входящих в то или иное растительное сообщество.

К настоящему времени накоплено уже немало сведений о теплотворной способности растительных организмов. Так, J. Ovington и D. Heitkamp (1960) приводят данные о заметных различиях в количестве запасаемой лесными насаждениями энергии в различных районах Англии. F. Golley (1961, 1965), M. Jancović с соавторами (1974), а также N. Caspers (1977) сообщают о существенных изменениях калорийности растительных материалов в сезонной динамике. J. Mc Nair (1945), а позднее L. Bliss (1962) наблюдали заметные различия в значениях теплотворной способности у разных видов растений, произрастающих в горах штата Вашингтон (США): наименее калорийными оказались побеги *Geum peckii* Purs. (4557 кал/г), а наиболее калорийными — *Ledum groenlandicum* Oed. (5648 кал/г). J. Rastorfer (1976) дает оценку теплотворной способности трех видов мхов арктической Аляски: *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange et C. Jens., *Polytrichum commune* Hedw. var. *jensenii* Hag., *P. hyperboreum* R. Br. Среднее значение теплотворной способности для этих видов — 4390 кал/г (колебания от 4360 до 4460 кал/г).

Из сказанного видно, что для определения количества запасаемой различными фитоценозами энергии трудно пользоваться единым средним энергетическим эквивалентом. Т. Э. Фрей (1973 : 283) справедливо считает, что средний энергетический эквивалент (4 ккал/г) является «недопустимо грубой оценкой калорийности растений». На основании литературных данных он называет следующие средние величины калорийности растительного материала по некоторым зонам земного шара: в тропических лесах — 4, в саваннах — 4.6, в дубняках умеренной зоны — 4.6—4.7, в таежной зоне — 4.8—4.9.

Материал для определения теплотворной способности биомассы древесных пород был собран нами на южнотаежном западносибирском стационаре Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, расположенном на восточном склоне Обь-Иртышского водораздела на территории бассейна р. Чаи (56—58° с. ш.) — левого притока р. Оби. В данной статье мы не будем подробно останавливаться на характеристике района, где производился отбор образцов для калориметрического анализа.[1] Укажем только, что бассейн р. Чаи относится к таежной зоне, но лесной тип растительности по распространению здесь отходит на второй план, уступая место болотному типу. Согласно ботанико-географическому районированию В. В. Ревердатто (1931), эта территория была включена в состав Нарымского болотно-хвойного района болотно-лесного округа. По данным новейшего районирования, проведенного Л. В. Шумиловой (1962, 1967, 1968), бассейн р. Чаи входит в Васюганский округ олиготрофных сфагновых болот и островных темнохвойных лесов Кандинско-Васюганской провинции Западной Сибири. Заболоченность территории составляет 60%. Болота господствуют на водоразделах и реже — в речных долинах. Леса сосредоточены на дренированных, несколько повышенных участках вдоль рек.

Были выбраны пробные площади в следующих типах лесных биогеоценозов: 1) темнохвойный смешанный елово-кедрово-пихтовый зеленомошно-осочковый (с *Carex macroura* Meinsh.) [2] биогеоценоз (коренной); 2) березовый осоково-разнотравный (с *Carex obtusata* Liljebl.), производный от темнохвойного; 3) кедровый зеленомошный (коренной); 4) березовый хвощево-вейниковый (с *Calamagrostis obtusata* Trin.), производный от кедрового.

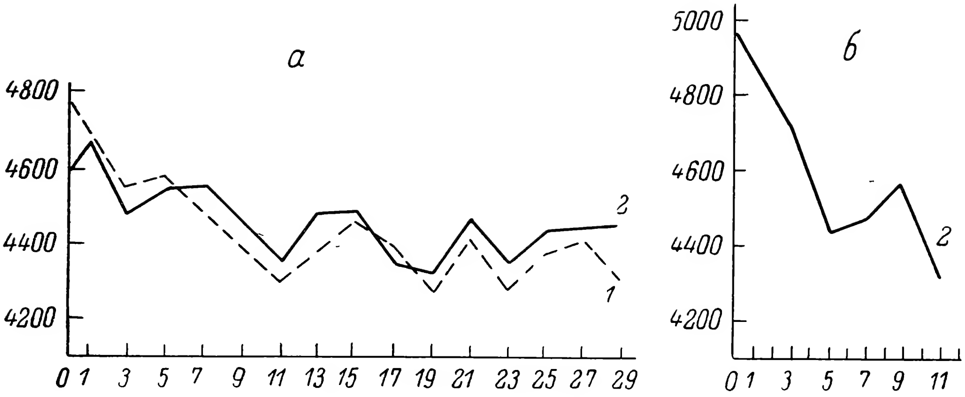
В окрестностях указанных пробных площадей и были взяты образцы растительных материалов для калориметрического анализа хвойных (*Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *P. sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb.), а также мелколиственных (*Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L.) древесных пород.

Теплотворная способность материала определялась на калориметрической установке КЛ-1 путем сжигания образцов в калориметрической бомбе («Parr Instrument Company», 1960; Gorecki, 1965; Голубев и др., 1967; Johnson, Robel, 1968; Runge, 1971). Образцы для сжигания готовили как средние пробы для той или иной фракции в воздушно-сухом весе и

---

[1] Описание растительного покрова района стационара приводится в статье А. А. Храмова и В. И. Валуцкого (1973).

[2] Латинские названия сосудистых растений приводятся по «Флоре СССР», тт. I—XXX (1934—1964) с учетом «Свода дополнений и изменений к «Флоре СССР», тт. I—XXX» С. К. Черепанова (1973).



Изменение теплотворной способности коры (*1*) и древесины (*2*) по высоте ствола у ели сибирской (*а*) и осины (*б*).

На оси абсцисс — высота дерева (м), *на оси ординат* — теплотворная способность (кал/г) коры и древесины.

анализировали в двухкратной повторности, из которых рассчитывали среднее значение. Масса пробы, как правило, не превышала 1 г. Сжигание производили в атмосфере чистого кислорода, который находился в бомбе под давлением 30397.5 гПа. Расчеты и необходимые поправки производили по М. М. Попову (1954) и Н. Lieth (1965).

В табл. 1 приведены данные по калорийности различных фракций пород, слагающих древесный ярус в том или ином типе леса района исследования. Существенной разницы по теплотворной способности фитомассы этих древесных пород не наблюдается, хотя калорийность слагающих фитомассу компонентов колеблется в широких пределах.

ТАБЛИЦА 1

Теплотворная способность растительных материалов древесных пород, кал/г

Вид	Листья и хвоя текущего года	Хвоя прошлых лет	Сучья живые	Побеги текущего года	Древесина	Кора
Abies sibirica	5000	5070	5130	5290	—	—
Pinus sibirica	4900	5120	5130	5200	4640	4860
P. sylvestris	—	—	—	—	4800	4830
Picea obovata	—	—	—	—	4460	4410
Betula pubescens	4940	—	—	—	4430	5480
Populus tremula	4540	—	4370	4680	4570	4810

Примечание. Тире — отсутствие наблюдений.

Данные калориметрического анализа позволили определить запасы энергии (в ккал/га), аккумулированной древесным ярусом. В данной статье мы не будем подробно останавливаться на полученных результатах.[3] Укажем только, что количество энергии, аккумулированной в древесном ярусе, колеблется от $15.39 \cdot 10^7$ до $21.57 \cdot 10^7$ ккал/га. В целом различия между участками по количеству накопленной энергии находятся в близком соответствии с различиями по запасу органического вещества. При этом бо́льшая часть надземной фитомассы и аккумулированной в ней энергии сосредоточена в стволах деревьев. На долю ассимилирующих зеленых органов (хвои, листьев) приходится от 7 до 15% органического вещества и от 5 до 13% энергии от общего запаса биомассы и аккумулированной в ней энергии. Как показали подсчеты, среднегодичная продукция древостоев березовых лесов с учетом отпада и ежегодного опада (как в весовом, так и в энергетическом выражениях) почти не отличается от среднегодичной продукции древостоев коренных темнохвойных лесов.

---

[3] Полностью данные о запасах фитомассы древостоев обследованного района и аккумулированной в ней энергии приводятся в нашей работе (Демьянов, 1974).

Как уже указывалось, при всех расчетах мы пользовались средними значениями теплотворной способности различных компонентов биомассы древесных пород. Данные табл. 2 показывают отличия в калорийности различных фракций в разных частях кроны дерева. Листья, хвоя текущего года, а также живые сучья обладают большей теплотворной способностью в верхней части кроны, хвоя прошлых лет — в нижней части кроны. Древесина и кора как хвойных, так и мелколиственных пород имеют бо́льшую теплотворную способность в нижней части ствола, а с увеличением высоты (по стволу) калорийность их падает (см. рисунок).

Уже из этих данных видно, что для оценки количества запасаемой древесными породами энергии нельзя пользоваться единым средним значением теплотворной способности растительного материала.

ТАБЛИЦА 2

Теплотворная способность (кал/г) растительных материалов древесных пород в разных частях кроны

Вид	Листья и хвоя текущего года			Хвоя прошлых лет		
	нижняя треть кроны	средняя треть кроны	верхняя треть кроны	нижняя треть кроны	средняя треть кроны	верхняя треть кроны
Abies sibirica	5120	5110	—	5100	5090	5040
Pinus sibirica	4880	4900	4930	5190	5170	5140
Betula pubescens	4900	4950	4990	—	—	—
Populus tremula	4470	4580	4590	—	—	—

Таблица 2 (*продолжение*)

Вид	Сучья живые			Побеги текущего года		
	нижняя треть кроны	средняя треть кроны	верхняя треть кроны	нижняя треть кроны	средняя треть кроны	верхняя треть кроны
Abies sibirica	4910	5080	5390	—	—	—
Pinus sibirica	—	—	—	—	—	—
Betula pubescens	—	—	—	—	—	—
Populus tremula	4590	4860	4720	4660	4660	4650

Известно, что комплекс факторов внешней среды существенным образом влияет на ход биохимических процессов, протекающих в растениях, в том числе и на образование тех или иных соединений. Так, Г. В. Пигулевский (1935, 1939), изучая влияние климатических условий на образование и превращение эфирных масел и смол у хвойных, показал, что у древесных пород, ареал которых охватывает средние и северные широты (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*), наблюдается самое высокое содержание смолы в тканях по сравнению с видами, ареалы которых лежат в южных широтах. Он также отмечает, что по мере продвижения к северу в тканях растений увеличивается содержание эфирных масел, а в составе последних возрастает доля непредельных жирных кислот. Однако причины этого явления до сих пор еще окончательно не выяснены. Имеются попытки (Щепкина, 1928; Пигулевский, 1935) рассматривать смолы как фактор морозоустойчивости. Подтверждение этому можно видеть в том, что содержание смолистых веществ в тканях древесных пород подвержено определенным закономерным колебаниям в течение года (Пигулевский, 1939; Крамер, Козловский, 1963).

Сравнивая полученные нами данные по теплотворной способности древесины разных видов с результатами аналогичных исследований, но выполненных в иных географических районах (Молчанов, 1971; Дадыкин, Кононенко, 1975), достаточно отчетливо можно проследить тенденцию к увеличению аккумуляции энергии в растительном материале по мере продвижения от южных районов к северу (табл. 3). Теплотворная способность древесины одних и тех же видов в северных районах возрастает в среднем на 270 кал/г (колеблясь у разных древесных пород от 80 до 440). Эти данные подтверждают обнаруженную ранее В. П. Дадыкиным с соавторами (1960, 1964) тенденцию к увеличению запасаемой в растительном материале энергии в более суровых условиях окружающей среды.

ТАБЛИЦА 3

Теплотворная способность (кал/г) древесины деревьев из разных географических районов

Вид	Южная тайга, Томская обл.	Средняя тайга, Архангельская обл. (по: Молчанов, 1971)	Северная тайга, Кировская обл. (по: Дадыкин, Кононенко, 1975)
Picea obovata	4460	4900	—
Pinus sylvestris	4800	4920	5020
Betula pubescens	4430	4770	—
Populus tremula	4570	4780	—

При анализе растительного материала из разных географических районов вскрывается общая тенденция к изменению тех или иных характеристик растений, которая является как бы интегральным результатом воздействия на организм всего комплекса внешних условий. Среди этого комплекса факторов многие не поддаются учету и не вполне ясно их влияние на конечный результат «созидательной» деятельности растений — накопление энергии. Достаточно назвать такие факторы, как физические условия почвы и уровень ее плодородия, температура и влажность воздуха, длина дня и др.

В связи с этим представляет несомненный интерес оценка влияния отдельных факторов внешней среды на теплотворную способность растительных материалов. Проводя специальные опыты по выращиванию растений при различной интенсивности освещенности (90 и 5% от полного солнечного освещения) и изучая влияние ее изменения на накопление энергии в биомассе древесных растений, Дадыкин и Кононенко (1975) пришли к заключению, что снижение уровня освещенности в 18 раз сопровождается уменьшением биомассы растений в 4.8—5.8 раза. При этом теплотворная способность растительного материала всех фракций исследованных пород в условиях затенения была существенно ниже.

Таким образом, внешние условия определяют существенные различия в способности древесных растений аккумулировать в тканях разных органов энергию. Это достаточно отчетливо проявилось при анализе теплотворной способности растительного материала одних и тех же древесных пород из разных географических районов.

Наиболее вероятной причиной этого, по-видимому, следует считать перестройку определенных биохимических процессов у растений под воздействием факторов внешней среды, которые ограничивают (или даже вовсе исключают) ход процессов по одному пути и обусловливают альтернативные пути биохимических синтезов.

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н., Махаева Л. В., Кожевникова С. К. (1967). Опыт калориметрического изучения растительности Крымской яйлы. Бот. ж., 52, 9. — Голубец М. А., Калищук В. Г., Коваленко А. П., Малиновский К. А. (1973). Биологическая продуктивность лесных, кустарниковых и луговых биогеоценозов Украинских Карпат. В кн.: Тез. докл. V Делегат. съезда ВБО. Киев. — Дадыкин В. П., Беденко В. П., Алексеева Т. А. (1960). К вопросу об энергетике растений, произрастающих на холодных почвах. В кн.: Материалы к основам учения о мерзлых зонах земной коры, 5. М. — Дадыкин В. П., Грушевский Б. Н., Иванова Р. П., Потаевич Е. В. (1964). Внешние условия и энергетика растений. В кн.: Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера. М.; Л. — Дадыкин В. П., Кононенко Н. В. (1975). О теплотворной способности органического материала древесных растений. Лесоведение, 2. — Демьянов В. А. (1974). Об энергетических показателях биологической продуктивности древесного яруса в лесах Южного Привасюганья (Западная Сибирь). Бот. ж., 59, 8. — Казимиров Н. И., Морозова Р. М. (1973). Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л. — Коржинский Я. С. (1973). Калориметрические исследования фитомассы биогеоценозов Карпат. В кн.: Тез. докл. V. Делегат. съезда ВБО. Киев. — Крамер П., Козловский Т. (1963). Физиология древесных растений. М. — Молчанов А. А. (1971). Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М. — Пигулевский Г. В. (1935). Влияние климатических условий на содержание смолы у хвойных. ЖОХ, 5, 11. — Пигулевский Г. В. (1939). Образование и превращение эфирных масел и смол у хвойных. Л. — Поздняков Л. К., Протопопов В. В., Горбатенко В. М. (1969). Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск. — Попов М. М. (1954). Термометрия и калориметрия. М. — Ревердатто В. В. (1931). Растительность Сибири. Сер. «Естеств.-историч. условия сельскохоз. производства Сибири». 3. Сиб. НИИ социалистической реконструкции сельского хозяйства. Новосибирск. — Родин Л. Е. (1970). Биологическая продуктивность наземных растительных сообществ. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л. — Родин Л. Е., Базилевич Н. И. (1965). Динамика органического вещества и круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л. — Скуратов В. В., Колесов В. П., Воробьев А. Ф. (1964). Термохимия. 1. М. — Смирнов В. В. (1971). Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М. — Уткин А. И. (1969). Основные направления в исследованиях по биологической продуктивности лесных фитоценозов за рубежом. Лесоведение, 1. — Уткин А. И. (1970). Исследования по первичной биологической продуктивности лесов СССР. Лесоведение, 3. — Фрей Т. Э. (1973). Калорийность растительных компонентов еловой экосистемы на стационаре Вооррэмаа (Эстония). В кн.: Тез. докл. V Делегат. съезда ВБО. Киев. — Храмов А. А., Валуцкий В. И. (1973). Растительность бассейна р. Чаи. В кн.: Природа тайги Западной Сибири. Новосибирск. — Шумилова Л. В. (1962). Ботаническая география Сибири. Томск. — Шумилова Л. В. (1967). Основные закономерности растительного покрова и ботанико-географическое (геоботаническое) районирование Западной и Средней Сибири. В кн.: Материалы межвуз. конф. по геоботан. районированию СССР. М. — Шумилова Л. В. (1968). Проблема ботанико-географического районирования и опыт ее решения на примере Западной и Средней Сибири. В кн.: Итоги исследования по биологии за 50 лет: 1917—1967. Томск. — Щепкина Т. В. (1928). Микрохимические исследования локализации смолы и эфирного масла в листьях табака и в иглах хвойных. Изв. Главн. бот. сада, 27, 3. — Bliss L. C. (1962). Caloric and lipid contens in alpine tundra plants. Ecol., 43, 4. — Caspers N. (1977). Seasonal variations of caloric values in herbaceus plants. Oecol., 26, 4. — Golley F. B. (1961). Energy values of ecological matherials. Ecol., 42, 3. — Golley F. B. (1965). Structure and function of an old-field broomsedge community. Ecol. Monograph., 35, 1. — Gorecki A. (1965). Kalorimetr w bodaniach ecologicznych. Ekol. polska, S. B., 11, 2. — Hughes M. K. (1971). Seasonal caloric values from a deciduous woodland in England. Ecol., 52, 6. — Jancović M. M., Popović R., Dimitriević J. (1974). Energetske vrednosti organske produktivnosti nadzemnih delova prizemnih bilijaka u zaje dnici Festuco-Quercetum petraceae. Arc. Biol. Nauka, 26, 3—4. — Johnson S. R., Robel R. J. (1968). Caloric values of seeds from four range sites in northeastern Kansas. Ecol., 49, 5. — Lieth H. (1965). Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduction. I. Qualitas Plantarum et Materiae Vegetabilis, 12, 3. — Mc Nair J. B. (1945). Plant fats in relation to enveironment and evolution. Bot. Rev., 11. — Ovington J. D., Heitkamp D. (1960). The accumulation of energy in forest plantation in Britain. J. Ecol., 48, 3. — Parr Instrument Company. (1960). Oxygen bomb calorimetry and combustion methods. — Rastorfer J. R. (1976). Caloric values of three Alaskan-Artcic mosses. Bryologist, 79, 1. — Runge M. (1971). Determination of energy values. Ecol. Stud., 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 XII 1979.

УДК 582.662 : 581.527.5

В. И. Соловьев

АРЕАЛ *SALSOLA ARBUSCULIFORMIS* (*CHENOPODIACEAE*)

V. I. SOLOVJEV. THE AREA OF *SALSOLA ARBUSCULIFORMIS* (*CHENOPODIACEAE*)

На основании критического анализа коллекций *Salsola arbusculiformis* основных Гербариев СССР и личных сборов автора публикуется полная карта ареала этого вида. Приводится описание границ ареала. Выделяются две основные его части: северная — как наиболее цельная и южная — островная. Дается краткая характеристика систематического положения вида, его экологических особенностей. Указывается на его активную фитоценотическую роль на протяжении всего ареала. По типу ареала *S. arbusculiformis* следует считать туранским видом, а формацию, им образованную, —северотуранской

В связи с изучением закономерностей распределения растительного покрова пустынных территорий Турана возникла необходимость ботанико-географического анализа основных формаций пустынного типа растительности. Среди эдификаторов пустынь северного Турана едва ли не ведущая роль принадлежит черному боялычу *Salsola arbusculiformis* Drob. из секции *Arbuscula* Ulbr. рода *Salsola* L. (Бочанцев, 1969). В пределах своего ареала черный боялыч почти повсеместно образует самостоятельные сообщества либо принимает активное участие в строительстве других фитоценозов. Особенно велика роль чернобоялычевой формации в формировании растительного покрова территорий, относящихся к Северо-Туранской провинции Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области (С.-Г. п. о.) (Лавренко, 1965). В южной части ареала, которая лежит в пределах четырех провинций: Южно-Туркестанской горной, Южно-Туранской, Туркмено-Иранской горной, Центрально-Восточнотяншанской, участие чернобоялычников в сложении растительного покрова весьма незначительно.

Первая карта ареала *S. arbusculiformis* (только для территории СССР) была опубликована И. Ф. Мусаевым в 1969 г. в книге «Ареалы растений флоры СССР» (т. 2). В отличие от нее на составленной нами карте (см. рисунок) указаны пункты сбора этого вида за пределами СССР: на территории западного Китая — район Джунгарских ворот (1, 2, 3, см. объяснение ниже) и долины р. Или (5, 4, 6), на территории Ирана (7, 8, 9). Эти сведения публикуются впервые и значительно расширяют представление об ареале в целом. Ниже приводятся оригинальные тексты гербарных этикеток.

1. КНР, Синьцзян-Уйгурская автономная область, пограничная Джунгария. Восточная часть Чугучакской впадины в 25—27 км. С-В пос. Толи. Местообитания Ю-З шлейф хребтика Тамгары-Терек, полынно-нанофитовая пустыня. 5 VIII 1957, № 1207, собр. А. А. Юнатов, Юань-И-Фэнь.
2. КНР, Синьцзян-Уйгурская автономная область. Пограничная Джунгария, южн. шлейф у водораздельной седловины в 24 км. З-С-З Темиртам по дороге на Чугучак. Местообитания. Боялычево-полынная пустыня, 6 VIII 1957, № 97, собр. А. А. Юнатов, Юань-И-Фэнь.
3. КНР, Синьцзян-Уйгурская автономная область. Пограничная Джунгария. Хребет Уркашар, южный шлейф к седловине между Чугучакской впадиной и Джунгарской равниной, в 70 км С-В пос. Толи по дороге на Темиртам, пустыня по древней размытой морене, 5 VIII 1957, №№ 1220, 1223, собр. А. А. Юнатов, Юань-И-Фэнь.
4. Ad lac. Sairam, 22 VII 1877, A. Regel, Iter Turkestanicum.
5. Bojanda prope Kuldscha, 11 VII 1877, A. Regel, Iter Turkestanicum.
6. Tugustaran in confluente fluvium Tekes et Kunges, A. Regel, Iter Turkestanicum.
7. Тегеранская провинция, горы Фиргоз-Ку, Щербиновский.

8. Persia, Kerat, Baschrugh, Bunge.[1]

9. Species: *Salsola arbusculiformis* Drob. Familia: *Chenopodiaceae.* Area: Semnan prov. Tauran Protected Area (S-E of Shahrud). Locus: 24 km of Gahzazan at road to Miandasht. Habitat: grevelly ravines, N-exposed slopes, Prangos-ass. Alt: 1300 м. Die: 11 V 1978. coll., NR.: Freitag. H. Freitag: Herbarium Iranicum.

Кератская точка по этикетке А. Бунге вызывает некоторое сомнение, так как рядом на территории Афганистана отмечена только *S. arbuscula* Pall.

За последнее время (после публикации Мусаева) данные о распространении *S. arbusculiformis* пополнились в результате новых сборов, а также после переопределения имеющегося гербарного материала. При составлении карты ареала нам во многом помогли материалы картотеки гербарных образцов, составленной Н. И. Никольской. Эти данные были использованы ею в совместной публикации с Е. М. Лавренко (Лавренко, Никольская, 1963), где дана характеристика ареала, но без карты. Материалы картотеки были значительно дополнены в результате работы с гербарными коллекциями основных Гербариев страны: Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинградского государственного университета (кафедры ботаники и геоботаники), Московского государственного университета (кафедра ботаники), Института ботаники АН УзССР, Среднеазиатского государственного университета (кафедра ботаники), Института ботаники АН КазССР. Часть материла была собрана автором во время полевых работ в 1976, 1977 и 1979 гг. на территории Казахстана и Средней Азии: плато Устюрт, Карсакпайское плато, Бетпак-Дала и северное Прибалхашье, Джунгарские ворота, пустыни среднего течения р. Или, Чу-Илийские горы, подгорные равнины и среднегорье хр. Сырдарьинский Каратау, останцовые сопки центральных Кызылкумов, долина р. Нарын (возле г. Ташкумыр), предгорья Кугитанга, Большие и Малые Балханы, северные отроги Алайского хребта в Ферганской долине. На основе полученных данных была составлена публикуемая карта ареала.

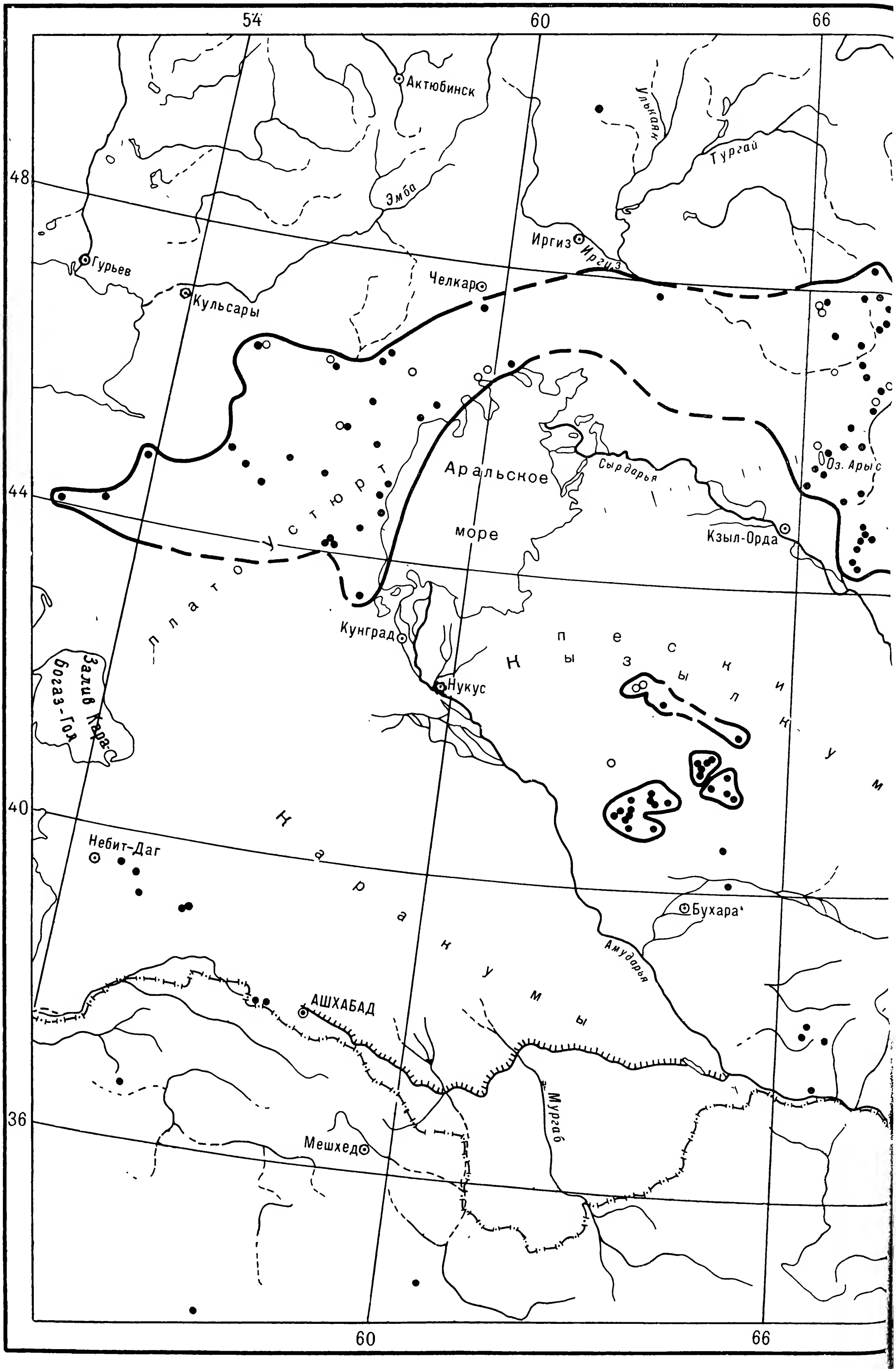
Морфобиологические особенности черного боялыча рассмотрены Л. Т. Османовой (1969). Напомним вкратце лишь основные из них. *S. arbusculiformis* — обильно ветвящийся полукустарничек с мясистыми вальковатыми листьями. Высота его зависит от условий местообитания и колеблется от 20 до 120 см. Начало вегетации в зависимости от географического положения и высоты места над уровнем моря — конец марта—начало апреля. Цветение отмечается в середине мая—первой половине июня. Продолжительность цветения 15—20 дней. В ряде районов черный боялыч цветет не каждый год. В июле, когда наступает самый засушливый период, листья желтеют и частично опадают. Плодоношение приходится на начало сентября—ноябрь.

Систематическое положение вида на протяжении ряда лет оставалось не совсем ясным. Чаще всего в работах ранних авторов данный вид фигурировал как *S. laricifolia* Turcz. ex Litv. На территории плато Устюрт выделялся не всеми признаваемый вид *S. ustjurtensis* Korov. Нередко *S. arbusculiformis* принимался за близкий к нему вид *S. arbuscula.*

В работе В. П. Бочанцева (1963) дана исчерпывающая характеристика основных систематических признаков черного боялыча. Однако не будет лишним привести здесь некоторые из них. *S. arbusculiformis* характеризуется не низбегающими прицветными листьями; тупыми, с пленчато окаймленной верхушкой прицветничками, всегда светлыми листочками околоцветника и тупыми придатками пыльников. Основными отличительными признаками *S. laricifolia* являются низбегающие двумя узкими белыми полосками края прицветных листьев; приостренные, мясистые, без пленча-

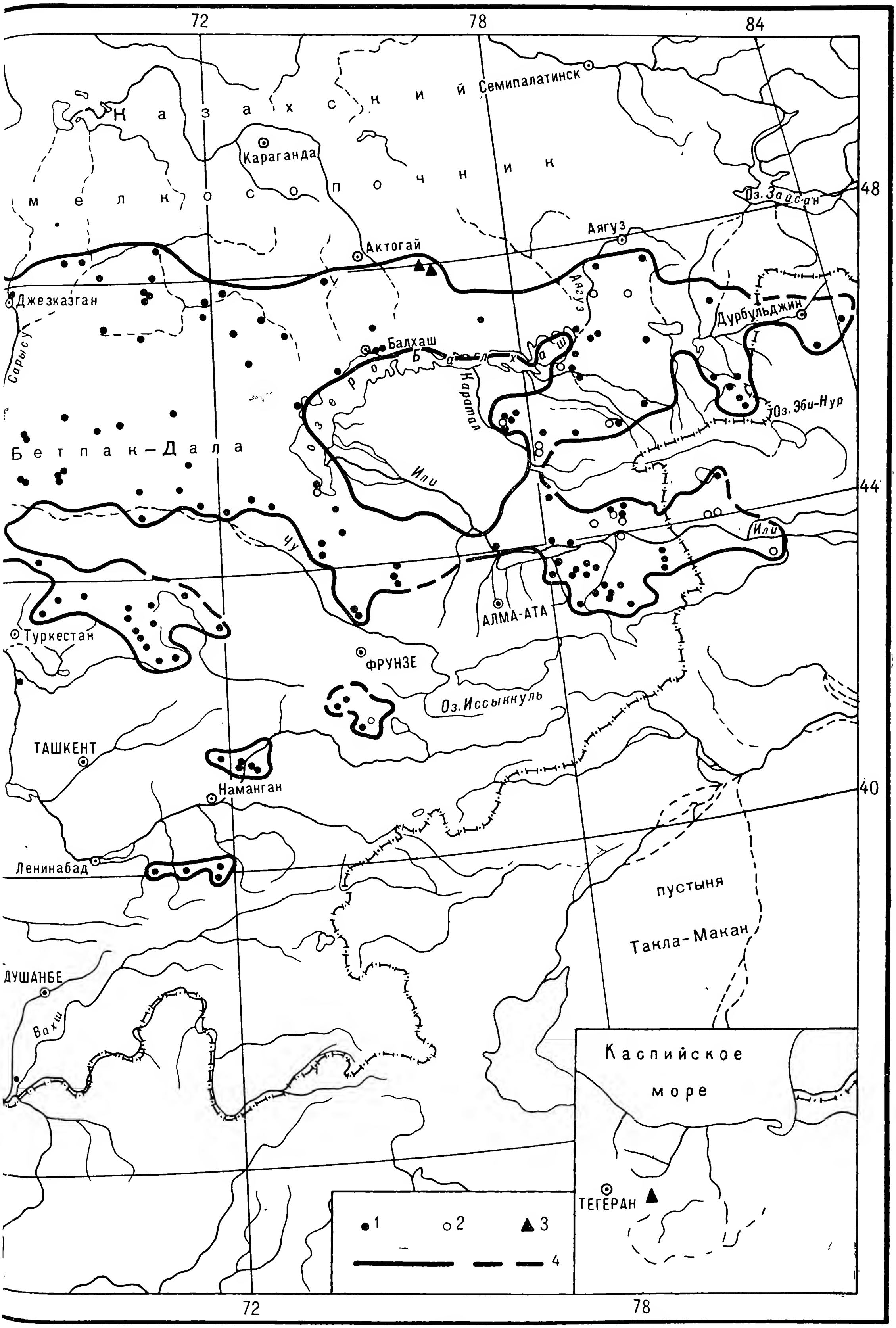
---

[1] Точки поставлены на основе маршрута экспедиции А. Бунге и Т. Бинерта по Персии в 1858—1859 гг., восстановленного В. П. Бочанцевым (Керат — 8—9 X 1858, Бушруйе — 19 X 1858).



Ареал *Salsola*

1 — пункты сборов по материалам картотеки автора, *2* — пункты сборов по материалам картотеки аре



arbusculiformis.

Н. И. Никольской, *3* — данные о распространении вида из литературных источников, *4* — граница ала.

той оторочки на верхушке прицветнички; часто окрашенные в дымчатый цвет листочки околоцветника и острые придатки пыльников.

Ареал вида не однороден. Четко выделяется его северная часть, где черный боялыч распространен наиболее широко, и южная, представленная отдельными островными участками. Северная граница ареала проходит практически по 48° с. ш., от западного чинка плато Устюрт до Западного Китая на востоке, отклоняясь несколько южнее в крайних своих пределах. В северо-западной части плато Устюрт, к востоку от останцовой возвышенности Жельтау до района г. Актумсык Актюбинской обл. КазССР, граница проходит по 46°40′ с. ш. Возле г. Актумсык она отклоняется к северо-востоку и идет по северному чинку плато Устюрт. Далее она прослеживается по столово-останцовым возвышенным равнинам северного Приаралья. Достигнув южной части Тургайской ложбины, граница частично прерывается. Массивы песков Большие и Малые Барсуки, Приаральские Каракумы, разливы рек Тургай и Иргиз резко сокращают площади, занятые черным боялычем. Граница вновь становится непрерывной на Карсакпайском плато. Юго-западнее гор Улутау, от 65 до 71° в. д., вдоль южной границы Казахского мелкосопочника, черный боялыч распространен несколько севернее 48° с. ш. В северном Прибалхашье, восточнее 76° в. д., граница отклоняется к югу и прерывается долиной р. Аягуз в северо-восточном Прибалхашье. В этой части ареала на огромных пространствах Карсакпайского плато, пустыни Бетпак-Дала и северного Прибалхашья сосредоточены наиболее обширные площади, занятые черным боялычем. По южным и юго-западным отрогам хр. Тарбагатай он отмечен в западных провинциях КНР, в районе Чугучакской впадины. В районе Джунгарских ворот происходит контакт ареалов *S. arbusculiformis* и центральноазиатского вида *S. laricifolia.*

Южные рубежи северной части ареала имеют более сложные очертания. На п-ове Мангышлак и в центральной части плато Устюрт линия границы проходит к востоку от северо-западных склонов хр. Восточный Каратау, несколько южнее 44° с. ш., огибая с севера впадину Барсакельмес, прослеживается до западного берега Аральского моря.

Здесь же, в южной и центральной частях плато Устюрт, широкое распространение получили сообщества белого боялыча *S. arbuscula* — вида, для местообитаний которого более характерными являются почвы легкого механического состава. В этих частях плато обращают на себя внимание более компактная форма куста и более темная зелень листьев. Такие кусты чисто внешне очень похожи на кусты черного боялыча. Кроме того, по набору видов, слагающих фитоценозы, белобоялычники сходны с чернобоялычниками, которые распространены главным образом в северной и северо-восточной частях плато на суглинистых серо-бурых почвах.

Продвигаясь на север и северо-восток по западному берегу Аральского моря и теряясь в песках северного Приаралья, граница вновь прослеживается на территории Карсакпайского плато, повторяя его западные рубежи. По подгорным равнинам Сырдарьинского Каратау граница значительно отклоняется к югу. Восточнее разливов рек Чу и Сарысу, где черный боялыч встречается единично на отдельных холмах, часто в сообществах терескена *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn., южным рубежом сплошного распространения *Salsola arbusculiformis* является долина р. Чу, ее правобережье. Только к востоку от пос. Комкалы до пос. Уланбель черный боялыч встречается на левом берегу реки. В районе горы Джамбул (юго-восток мелкосопочной части Бетпак-Далы) граница отклоняется к юго-востоку. По юго-западным отрогам Чу-Илийских гор достигает 43°20′ с. ш., западнее пос. Курдай Джамбульской обл. КазССР. Пересекая Чу-Илийские горы в восточно-северо-восточном направлении, выходит в обширную Приилийскую пустыню. По восточным отрогам Заилийского Алатау, огибая с юга Сюгатинскую долину, по западным и северным отрогам хребта Кетмень она прослеживается на территории Западного Китая до 82°20′ в. д. В южном Прибалхашье черный боялыч отсутствует на больших пространствах песчаных массивов Таукум, Сары-Ишикотрау. Не отмечен он и среди песков Муюнкум, которые отделяют чернобоялычники подгорных равнин Сырдарьинского Каратау от основной части ареала. Таковы очертания северной половины ареала.

Южная часть ареала в отличие от северной представлена отдельными островными участками, разделенными между собой массивами песков и горными поднятиями. В южных провинциях туранской части Ирано-Туранской подобласти С.-Г. п. о. черный боялыч отмечен во многих пунктах Центральных Кызылкумов по подгорным увалам останцовых сопок, в Западном Тянь-Шане (долины рек Нарын, Кокомерен, Сусамыр), в южной части Ферганской долины (возле пестроцветных толщ в предгорьях северных склонов Алайского хребта), в предгорьях Кугитанга, в нижнем течении р. Кафирниган, в горах Кермины Малие, в системе Копетдага: Фирюза, Чули, Кызыл-Арват, Кюрендаг, Большие и Малые Балханы. Самый южный пункт отмечен на территории Ирана. Однако и здесь на разрозненных участках ареала, где площади, занятые черным боялычем, резко ограничены, этот вид образует самостоятельные сообщества либо активно участвует в строительстве других фитоценозов.

Разнообразна фитоценология чернобоялычевой формации. Многие исследователи пустынных территорий Казахстана и Средней Азии в той или иной мере затрагивали этот вопрос, давая характеристику формации для отдельных географических регионов (Спиридонов, 1918; Павлов, 1931; Коровин, 1935а, б; Момотов, 1953; Тарасов, 1954; Кубанская, 1956; Быков, 1960; Лавренко, Никольская, 1963, и др.). Более подробно классификация формации Salsola arbusculiformis разработана для территорий, относящихся к Северо-Туранской провинции С.-Г. п. о. Особо следует отметить публикацию З. В. Кубанской (1956). Автор выделяет девять ассоциаций: асс. боялычевая (Salsola arbusculiformis), асс. серополынно-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Artemisia terrae-albae), асс. туранскополынно-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Artemisia turanica), асс. полынно-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Artemisia terrae-albae—A. turanica), асс. сублессингиановополынно-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Artemisia sublessingiana), асс. терескеново-серополынно-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Artemisia terrae-albae—Ceratoides papposa), асс. терескеново-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Ceratoides papposa), асс. тырсиково-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Stipa sareptana), асс. чернополынно-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Artemisia pauciflora ssp. maicara).

Суммируя литературные данные и материалы личных наблюдений, можно сказать, что среди фитоценозов формации Salsola arbusculiformis на территориях Северо-Туранской провинции, в северной ее части, преобладают сообщества, относящиеся к белоземельнополынно-боялычевой группе ассоциаций, причем вдоль северной границы ареала значительную роль играют сообщества белоземельнополынных боялычников со злаками *Stipa sareptana* A. Beck., *S. richterana* Kar. et Kir., тогда как в южной части Северо-Туранской провинции преобладают сообщества, относящиеся к туранскополынно-боялычевой группе ассоциаций.

Сведения о формации черного боялыча из южных частей ареала в ботанической литературе отрывочны и немногочисленны. Так, для территории Малых Балхан (западная Туркмения) Р. П. Тарасов (1954) по выходам песчаников отметил ассоциацию из кустарников черного боялыча и парнолистника лебедового. Ее основными видами являются *Salsola arbusculiformis* (у автора *S. laricifolia*), *Zygophyllum atriplicoides* Fisch. et Mey., *Artemisia badhysi* Krasch. et Lincz. ex Poljak. (*A. maritima* s. l.).

В работе В. П. Голоскокова (1956, описание № 3) характеризуется солянковая формация из *S. laricifolia* (есть все основания полагать, что речь идет о *S. arbusculiformis*). Основными видами этой формации являются *Salsola arbusculiformis*, *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge, *Zygophyllum* *kegense* Boriss., *Convolvulus tragacanthoides* Turcz., *Artemisia heptapotamica* Poljak., *Ephedra equisetina* Bunge.

Нами описаны следующие ассоциации: в предгорьях Кугитанга — асс. полынно-колючеминдалево-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Amygdalus spinosissima—Artemisia tenuisecta), асс. полынно-осочково-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Carex pachystylis—Artemisia tenuisecta), колючеминдалево-полынно-боялычевая с *Inula grandis* (Salsola arbusculiformis—Artemisia tenuisecta—Amygdalus spinosissima, Inula grandis); в долине р. Нарын, возле г. Ташкумыр: асс. луковичномятликово-наманганополынно-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Artemisia namanganica—Poa bulbosa); по предгорным увалам останцовых сопок центральных Кызылкумов: асс. луковичномятликово-диффузополынно-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Artemisia diffusa—Poa bulbosa), асс. осочково-луковичномятликово-диффузополынно-боялычевая (Salsola arbusculiformis—Artemisia diffusa—Poa bulbosa—Carex pachystylis).

Своеобразны чернобоялычники подгорных равнин Сырдарьинского Каратау, где с северной стороны хребта, обращенной к пескам Муюнкум, господствуют фитоценозы туранскополынных и белоземельнополынных чернобоялычников со значительным участием *Poa bulbosa*, тогда как вдоль южных склонов наряду с вышеуказанными большое распространение получили чернобоялычники с участием эндемичного для этого района вида полыни *Artemisia karatavica* Krasch. et Abol. ex Poljak.

В южных частях ареала чернобоялычники чаще всего встречаются по подгорным увалам, в районах среднегорий (600—1200 м над ур. м.), по выходам пестроцветных толщ. Характерным для них является наличие ярко выраженной синузии низкотравных эфемероидов из *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis* J. Gay с участием разнообразных эфемеров и эфемероидов — представителей родов *Ferula* L., *Prangos* Lindl., *Inula* L. Для каждой провинции специфичен набор содоминантных видов полыни *Artemisia namanganica* Poljak., *A. tenuisecta* Nevsky, *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. Отличительной чертой сообществ черного боялыча на территориях южных провинций является участие в фитоценозах кустарников *Amygdalus spinosissima* Bunge, *Ewersmannia subspinosa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch. и полукустарничка *Zygophyllum atriplicoides.* Интересно отметить, что в указанных районах в непосредственной близости от сообществ черного боялыча по логам и временным водотокам единично встречается фисташка *Pistacia vera* L.

Как видно из публикуемой карты, ареал *Salsola arbusculiformis* неоднороден. Выделяются две основные части: северная — наиболее единая и южная — островная. Ареал охватывает практически всю территорию Туранской части Ирано-Туранской подобласти С.-Г. п. о. На всем протяжении ареала вид удерживает активные фитоценотические позиции, образуя самостоятельные сообщества. Если в северной части ареала формация черного боялыча, занимая огромные площади, играет едва ли не ведущую роль в сложении растительного покрова пустынных территорий, то в южной части чернобоялычники занимают весьма незначительные площади.

Учитывая вышеизложенное, а также историю расселения рода *Salsola* (Бочанцев, 1969), историю становления интересующих нас территорий, мы считаем *S. arbusculiformis* в ботанико-географическом отношении туранским видом, а его формацию в связи с ее выдающейся ролью в формировании растительного покрова пустынных территорий Северного Турана (Северо-Туранской провинции С.-Г. п. о.) — северотуранской.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1963). Заметка о *Salsola arbusculiformis* Drob. и *S. laricifolia* Turcz. ex Litv. Бот. мат. (Ленинград), 22. — Бочанцев В. П. (1969). Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения. Бот. ж., 54, 7. — Быков Б. А. (1960). К характеристике растительности каменистых пустынь. Бот. ж., 45, 3. — Голоскоков В. П. (1956). Растительность хребта Турайгыр. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 4. — Карамышева З. В., Е. М. Лавренко, Е. И. Рачковская. (1969). Граница между степной и пустынной областями в Центральном Казахстане. Бот. ж., 54, 4. — Коровин Е. П. (1935а). Бетпак-Дала как особый тип пустыни. Тр. Среднеаз. унив., сер. 8в, бот., 27. — Коровин Е. П. (1935б). Динамика растительности Бетпак-Дала. Тр. Среднеаз. унив., сер. 8в, бот., 26. — Кубанская З. В. (1956). Растительность и кормовые ресурсы пустыни Бет-Пак-Далы. Алма-Ата. — Лавренко Е. М. (1965). Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. Бот. ж., 50, 1. — Лавренко Е. М., Н. И. Никольская. (1963). Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. Бот. ж., 48, 12. — Момотов И. Ф. (1953). Растительные комплексы Усть-Урта. Ташкент. — Мусаев И. Ф. (1969). Карты ареалов эдификаторных растений Турана. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 2. Л. — Османова Л. Т. (1969). *Salsola arbusculiformis* Drob. — солянка боялычевидная, боялыч. В кн.: Биокомплексная характеристика Центрального Казахстана. Л. — Павлов И. В. (1931). Комплексные степи и пустыни Карсакпая. М. — Спиридонов М. Д. (1918). Очерк растительности киргизских степей. Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 18, 2. — Тарасов Р. П. (1954). Растительность Малых Балхан. Тр. Инст. биол. АН ТССР, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 II 1980.

УДК 581.526.45 : 581.192 (571.64)

К. Д. Степанова, А. И. Сокирка, Л. И. Рассохина

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И КРУГОВОРОТ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В СООБЩЕСТВАХ *CALAMAGROSTIS PURPUREA* SSP. *LANGSDORFFII* (*POACEAE*)

K. D. STEPANOVA, A. I. SOKIRKA, L. I. RASSOKHINA. BIOLOGICAL PRODUCTIVITY AND CIRCULATION OF CHEMICAL SUBSTANCES IN THE COMMUNITES OF *CALAMAGROSTIS PURPUREA* SSP. *LANGSDORFFII* (*POACEAE*)

Приведены данные о биологической продуктивности и круговороте химических элементов в сообществах вейника Лангсдорфа на Дальнем Востоке. Исследования проводили на о. Монерон. Отмечена высокая продуктивность сообществ. Показаны простой флористический состав травостоев, большая емкость круговорота химических элементов и азотно-кремниево-щелочной тип химизма исследованных ценозов.

Для рационального использования и правильной реконструкции лугов важно изучение биологического круговорота (Родин, Базилевич, 1965; Базилевич, Родин, 1969). К сожалению, для лугового типа растительности таких материалов мало.

Нами исследованы сообщества вейника Лангсдорфа, широко распространенные на Дальнем Востоке.

Вейник Лангсдорфа *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii* (Link) Tzvel. — растение широкой экологической амплитуды, поэтому его сообщества получили большое распространение. Они продуктивны, занимают крупные площади и используются в основном как сенокосы.

Исследования проводили в 1974—1975 гг. на о. Монерон, который привлек наше внимание господством на нем травянистой растительности и тем, что луга здесь почти не используются и, следовательно, не подвержены антропогенному влиянию.

По административно-хозяйственному делению о. Монерон относится к Невельскому р-ну Сахалинской обл. Климат острова муссонный и в отличие от климата западного побережья Сахалина больше смягчается проходящей здесь ветвью теплого Цусимского течения (Попов, 1950). Территория о. Монерон гориста. Весна сухая, ветреная. Начало лета характеризуется туманами и моросящими дождями. Летом и осенью часты штормовые ветры с обильными дождями, которые приносят тропические циклоны (тайфуны). Почвы лугово-дерновые, кислые («Атлас Сахалинской области», 1967).

Травостои вейника Лангсдорфа получили здесь широкое распространение, они приурочены к морским террасам, встречаются на горных плато, среди пятен угнетенного и разреженного каменноберезового леса (*Betula ermanii*), а также во впадинах и понижениях долинных местообитаний. Наиболее крупные площади таких лугов отмечаются на склонах морских террас.

Нами исследованы два сообщества вейниковых лугов: анафалисово-вейниковое (Calamagrostis purpurea ssp. langsdorffii+Anaphalis margaritacea) и крупнотравновейниковое (Calamagrostis purpurea ssp. langsdorffii+Cirsium weyrichii). Они относятся к двум ассоциациям и приурочены к различным частям склонов морских террас: первое — к верхним, второе — к нижним. Эти сообщества характеризуются простым флористическим составом и простым строением травостоев.

Анафалисово-вейниковые сообщества состоят из 6—7 видов. Основное количество фитомассы образует вид-эдификатор — вейник Лангсдорфа, в качестве примеси (VIII—X классы встречаемости) отмечены *Anaphalis margaritacea*, несколько реже (V—VI классы встречаемости) — *Solidago kurilensis*. Встречаемость I—II классов имеют *Rumex acetosella*, *Spiranthes sinensis* и *Picris japonica*. Для всех перечисленных видов, кроме вейника, характерна малая численность.

Для крупнотравновейникового сообщества обычны 3—4 вида. Высокий класс встречаемости отмечен у *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*. Малая численность и встречаемость (I—II класс) — у *Cirsium weyrichii*, *Artemisia gigantea* и *Angelica ursina*.

В исследованных сообществах отсутствует ярусность, почти не выражена мозаичность. Фактически сообщества одновидовые (99% надземной фитомассы образует вид-эдификатор).

Методика исследования

Количество надземной фитомассы определяли укосным методом. Размер площадок 1 м^2, повторность 5-кратная (Родин и др., 1968). Пробы взяты в период максимальной продуктивности вида-эдификатора (начало цветения). Травостой срезали у поверхности почвы, разбирали по видам и взвешивали в сыром и воздушно-сухом состояниях.

Подземную фитомассу учитывали методом монолитов (Шалыт, 1960). Монолиты взяты до глубины залегания корневых систем (120—130 см), послойно, через 10 см. Размер учетных монолитов (50 × 50 × 10 см), повторность 3-кратная. Пробы отбирали осенью, когда число корней достигает максимума (Родин и др., 1968).

При определении надземной фитомассы максимальное значение относительной ошибки составило 11.5%, во всех остальных случаях — до 10.5, подземной — соответственно 9.5 и 9%.

За количество опада надземной части растений принята ежегодно отмирающая надземная фитомасса, подземной — $^1/_3$ общего запаса подземной (Родин и др., 1968).

Учет войлока (мертвые упавшие прошлогодние стебли и листья, полуразложившиеся растительные остатки прошлых лет) проводили осенью (при отборе проб подземной фитомассы) на пробных площадях 0.25 м^2 в 10-кратной повторности. В условиях о. Монерон ветошь (прошлогодние мертвые, не упавшие стебли и листья) фактически отсутствует. Ветры и большой снежный покров способствуют тому, что прошлогодние стебли и листья оказываются прижатыми к почве и фактически входят в состав войлока. Учитывая это, мы выделили в нем две фракции: сухие растительные остатки и полуразложившаяся органика. За годичный прирост надземной части принят запас надземной фитомассы, подземной — 30% запаса подземных органов (Родин и др., 1968). Индекс интенсивности разложения опада рассчитан по отношению войлока к опаду зеленой части (Базилевич, Родин, 1971).

Образцы для определения зольного состава и азота отбирали в сроки взятия проб фитомассы и войлока. Зольный состав и азот определяли в надземной фитомассе (листья, стебли, соцветия), в подземной (корневища, корни), в войлоке (сухие растительные остатки и полуразложившаяся органика) (табл. 1 и 2). Определения минеральных элементов в золе проводили различными методами (Аринушкина, 1961; Родин и др., 1968;930повцева, 1974). Азот определяли по Кьельдалю (Ермаков и др., 1952).[1] Приняли следующее значение терминов: общая фитомасса — количество живого органического вещества растений, накопленное к данному моменту в надземной и подземной частях; надземная фитомасса — количество живого органического вещества в надземной части, подземная фитомасса — в подземной; растительное органическое вещество — сумма живой фитомассы и мертвого органического вещества в надземной и подземной частях; войлок — мертвые упавшие прошлогодние стебли, листья и полуразложившиеся растительные остатки прошлых лет.

Результаты и их обсуждение

Установлено, что по общим запасам фитомассы исследованные сообщества характеризуются как продуктивные. Они накапливают от 41.9 до 46 т/га абс. сух. вещества (табл. 1). По сравнению с Камчаткой (Степанова и др., 1974) на о. Монерон продуктивность вейниковых сообществ выше более чем на 10 т/га в год, что связано, по-видимому, с более длительным вегетационным периодом, характером местообитания, а также менее интенсивным использованием травостоев.

Исследование надземной фитомассы показало, что 99% ее образует вид-эдификатор — вейник Лангсдорфа — и что количество ее значительно меньше, чем подземной. Отношение надземной фитомассы к подземной составляет в менее благоприятных условиях 1 : 6, в более благоприятных — 1 : 4 (табл. 1). Установлено, что в подземной фитомассе преобладают корневища, они составляют от 72.7 до 74.9% от общего ее количества (табл. 1).

Для оценки биологической продуктивности вейниковых сообществ и построения годичного баланса круговорота зольных элементов и азота в них проведен расчет годичного прироста фитомассы (надземной и подземной). В анафалисово-вейниковом сообществе он оказался равным 18.75, в крупнотравновейниковом — 18.03 т/га абс. сух. вещества (табл. 1). Определение количества войлока и опада надземной фитомассы дало возможность показать скорость разложения опада (Базилевич, Родин, 1971). В исследованных сообществах она несколько различна. Так, в анафалисово-вейниковом сообществе индекс интенсивности биологического круговорота равен 1.0 (VI баллов по десятибалльной шкале), что соответствует оценке — интенсивный, в крупнотравновейниковом — 0.9 (VII баллов) и оценивается как весьма интенсивный (табл. 2). Снижение интенсивности разложения органического вещества в анафалисово-вейниковом сообществе, по-видимому, связано с меньшей мощностью и влажностью почв, а следовательно, и с несколько пониженной микробиологической деятельностью.

---

[1] Химические анализы выполнены в Центральном музее почвоведения им. В. В. Докучаева (Ленинград) под руководством В. В. Пономаревой.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика фитомассы сообществ вейника Лангсдорфа (числитель — т/га абс. сух. вещества, знаменатель — процент)

Местообитания и сообщества	Общее количество фитомассы (надземной и подземной)	Количество фитомассы				Отношение надземной фитомассы к подземной	Годичный прирост		
		надземная	подземная				общий	надземный	подземный
			общая	корни	корневища				
Верхняя часть склона морской террасы, анафалисово-вейниковое	$\frac{46.40}{100}$	$\frac{6.90}{15.0}$	$\frac{39.50}{85.0}$	$\frac{4.70}{10.10}$	$\frac{34.80}{74.90}$	1 : 6	18.75	6.90	11.85
Нижняя часть склона морской террасы, крупнотравновейниковое	$\frac{41.90}{100}$	$\frac{7.80}{19.0}$	$\frac{34.10}{81.0}$	$\frac{4.60}{8.30}$	$\frac{29.50}{72.70}$	1 : 4	18.03	7.80	10.23

ТАБЛИЦА 2

Характеристика мертвого органического вещества сообществ вейника Лангсдорфа (числитель — т/га абс. сух. вещества, знаменатель — процент)

Местообитания и сообщества	Войлок			Опад			Интенсивность биологического круговорота	
	всего	сухие растительные остатки	полуразложившаяся растительная органика	всего	надземного	подземного	условные единицы	балл
Верхняя часть склона морской террасы, анафалисово-вейниковое	$\frac{7.00}{100}$	$\frac{6.40}{91.4}$	$\frac{0.60}{8.6}$	20.1	6.9	13.17	1.0	VI, интенсивный
Нижняя часть склона морской террасы, крупнотравновейниковое	$\frac{6.85}{100}$	$\frac{6.40}{93.4}$	$\frac{0.45}{6.6}$	18.2	7.8	10.36	0.9	VII, весьма интенсивный

Известно, что количество зольных элементов и азота в фитомассе находится в прямой зависимости от ее общих запасов, а также от особенностей видов-эдификаторов. Так, содержание золы в растениях различных семейств колеблется от 2.4 до 22.9% на абс. сух. вещество (Ларин, Ларина, 1956). Злаки в надземной фитомассе (период цветения) в среднем содержат 7.7% золы, а вейник Лангсдорфа с о. Монерон — 8.74%. Следовательно, по содержанию золы по сравнению со средними данными по семейству вейник с о. Монерон характеризуется как более богатый. По-видимому, основной причиной высокой зольности растений в условиях острова следует считать влияние моря — происходит инпульверизация морских солей (Пономарева, 1971).

Исследование элементарного состава золы различных органов растений вида-эдификатора — вейника Лангсдорфа — показало, что их надземная живая фитомасса богаче основными элементами, чем подземная (табл. 3). В то же время в отдельных органах растений, слагающих подземную фитомассу, содержание химических элементов значительно выше, чем в таковых надземной фитомассы; так, сумма зольных элементов в корнях значительно превышает содержание их в листьях или стеблях (табл. 3), что согласуется с материалами других исследователей (Сероштан и др., 1976).

По материалам А. М. Ивлева (1977) из химических элементов, содержащихся в растении, особое значение имеет марганец. Отмечено, что марганец обладает высокой химической активностью, он входит в состав различных ферментов и участвует в образовании хлорофилла. Марганец активизирует процессы роста и развития растений. Исследование травостоев вейника Лангсдорфа с о. Монерон показало, что содержание марганца в них повышенное (17 мг/100 г абс. сух. вещества). Особенно богаты марганцем листья (табл. 3). Учитывая высокое содержание марганца в вейнике Лангсдорфа, это растение, по Л. Я. Леванидову (1957), следует относить к манганофилам.

Исследованиями установлено, что травостой вейника Лангсдорфа содержит много натрия и хлора (и это, очевидно, можно объяснить близостью моря — происходит инпульверизация морских солей) и много железа — это связано с наличием в почве значительного количества полуторных окислов. Относительно большое содержание кремния, азота, калия и кальция объясняется тем, что огромное число растений поглощает из почвы в больших количествах именно эти элементы, а остальные элементы минерального питания потребляются в относительно малых размерах. Вызывает некоторое недоумение отсутствие аллюминия и магния в надземных частях растения, но такое явление, по-видимому, можно объяснить присутствием этих элементов в более ранние фазы развития растений, о чем свидетельствует нахождение их в войлоке и в подземных органах. Очевидно, к фазе цветения (время взятия проб) эти элементы переместились в корни.

Накопление химических элементов в растительной биомассе вейниковых сообществ колеблется от 3167 до 3468 кг/га (табл. 4). От всего запаса аккумулированных в биомассе элементов питания на долю живой надземной части приходится: в анафалисово-вейниковом сообществе 399.6 кг, или 11.5%, и в крупнотравновейниковом — 449.4 кг, или 14.2%. Основное же количество химических элементов (до 66%) содержится в живой подземной фитомассе (табл. 4).

Учитывая химический состав различных структурных элементов фитомассы, а также годичную продуктивность, мы рассчитали потребление химических элементов растениями в процессе годичного прироста сообщества (табл. 5).

Анализируя полученные данные и учитывая ведущие и сопутствующие химические элементы, потребляемые на построение органического вещества при годичном приросте, установили, что для вейниковых сообществ характерен азотно-кремниево-щелочной тип химизма со значительным накоплением кремния, азота, фосфора, хлора, железа, кальция и натрия.

ТАБЛИЦА 3

Содержание химических элементов в вейнике Лангсдорфа с о. Монерон (в % на абс. сух. вещество)

Органы и части растения	K	Ca	Mg	Mn	Na	Fe	Al	Si	S	P	N	Cl	Сумма	
													без азота	с азотом
Соцветия	0.47	0.067	Не обнаружен	0.018	0.716	0.007	Не обнаружен	2.927	0.102	0.207	1.63	0.490	5.004	6.634
Листья	0.88	0.069	То же	0.029	0.126	0.006	То же	2.389	0.083	0.243	1.19	0.170	3.996	5.186
Стебли	0.53	0.041	»	0.021	0.083	0.005	»	2.032	0.065	0.267	0.98	0.102	3.146	4.126
Корневища	0.31	0.066	0.020	0.017	0.065	0.035	0.013	1.931	0.054	0.165	0.65	0.040	2.716	3.366
Корни	0.22	0.130	0.060	0.003	0.071	0.201	0.057	4.212	0.039	0.133	0.91	0.100	5.226	6.136
Надземная	0.627	0.059	Не обнаружен	0.023	0.309	0.006	Не обнаружен	2.449	0.083	0.239	1.27	0.254	4.049	5.319
Подземная	0.252	0.098	0.040	0.010	0.668	0.118	0.035	3.072	0.042	0.149	0.78	0.070	3.954	4.734
Растение в целом	0.439	0.074	0.020	0.017	0.189	0.062	0.017	2.761	0.068	0.194	1.03	0.162	3.998	5.028

ТАБЛИЦА 4

Накопление химических элементов в фитомассе, войлоке и поступление их в почву с опадом в сообществах *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, кг/га

Сообщества	Общее количество фитомассы (надземной и подземной)	Количество фитомассы				Войлок			Всего в растительной биомассе	Опад				
		надземной	подземной			всего	сухих растительных остатках	полуразложившейся органике		всего	надземной	подземной		корни
			всего	корневища	корни							всего	корневища	
Анафалисово-вейниковое	2690.9	399.6	2291.3	158.4	2132.9	777.4	690.2	87.2	3468.3	1096.2	411.8	684.4	47.2	637.2
Крупнотравновейниковое	2412.1	449.5	1962.5	155.4	1807.5	755.6	690.2	65.4	3167.4	1051.9	465.5	586.4	47.2	539.2

ТАБЛИЦА 5

Потребление химических элементов годичным приростом сообществ вейника Лангсдорфа, кг/га

Химический элемент	Сообщества	
	анафалисово-вейниковое	крупнотравно-вейниковое
Si (кислый)	10.0	9.0
Si (щелочной)	640.0	598.0
Si (общий)	650.0	607.0
Al	6.0	6.0
Fe	22.0	19.0
Ca	21.0	19.0
Mg	6.0	5.0
Mn	2.4	2.6
Na	18.0	19.0
K	104.0	111.0
P	35.0	35.0
S	11.0	12.0
Cl	22.7	22.6
Всего зольных элементов	898.1	858.2
N	185.9	182.0
Всего химических элементов . . .	1084.0	1040.0

Ряд потребления имеет следующий вид

$$\mathrm{Si} > \mathrm{N} > \mathrm{K} > \mathrm{P} > \mathrm{Cl} > \mathrm{Fe} > \mathrm{Ca} > \mathrm{Na} > \mathrm{S} > \substack{\mathrm{Mg}\\ \mathrm{Al}} > \mathrm{Mn}$$

Сравнивая данные химического состава различных органов вейника, выявили, что в каждом из них прослеживается свой порядок накопления химических элементов

Листья Стебли	$\mathrm{Si} > \mathrm{N} > \mathrm{K} > \mathrm{P} > \mathrm{Cl} > \mathrm{Na} > \mathrm{S} > \mathrm{Ca} > \mathrm{Mn} > \mathrm{Fe}$
Соцветия	$\mathrm{Si} > \mathrm{N} > \mathrm{Na} > \mathrm{Cl} > \mathrm{K} > \mathrm{P} > \mathrm{S} > \mathrm{Ca} > \mathrm{Mn} > \mathrm{Fe}$
Корневища	$\mathrm{Si} > \mathrm{N} > \mathrm{K} > \mathrm{P} > \substack{\mathrm{Ca}\\ \mathrm{Na}} > \mathrm{S} > \mathrm{Cl} > \mathrm{Fe} > \mathrm{Mg} > \mathrm{Mn} > \mathrm{Al}$
Корни	$\mathrm{Si} > \mathrm{N} > \mathrm{K} > \mathrm{Fe} > \substack{\mathrm{P}\\ \mathrm{Ca}} > \mathrm{Cl} > \mathrm{Na} > \substack{\mathrm{Mg}\\ \mathrm{Al}} > \mathrm{S} > \mathrm{Mn}$

Следовательно, соотношение поглощаемых элементов, т. е. типы химизма, различны не только у разных видов растений, но и внутри каждого вида по органам. В то же время нами отмечено, что по содержанию во всех органах вейника Лангсдорфа на первом месте кремний, затем азот и калий, исключая соцветия, в которых на третьем месте после азота стоит натрий. Состав золы вейника Лангсдорфа определяется в основном содержанием двух резко доминирующих элементов — кремния и калия, которые в сумме составляют 80—85% от общего количества элементов.

Емкость биологического круговорота в сообществах вейника Лангсдорфа на разных местообитаниях колеблется от 1040 до 1084 кг/га, оценивается VIII баллами по десятибалльной шкале и характеризуется как большая (Базилевич, Родин, 1971). При этом необходимо отметить, что величина ежегодного накопления химических элементов составляет 23—26% от общего количества химических элементов, содержащихся в биомассе исследованных сообществ.

За год вейниковые сообщества поглощают зольных элементов и азота до 1084, из них азота — около 186 кг/га. Для сообществ вейника Лангсдорфа характерно, что в их биологических циклах ежегодно обращается значительное количество кремния, азота и калия. Содержание кальция, калия, фосфора и серы в золе опада составляет всего 4—5% от суммы зольных элементов в нем. Количество биогалогенов (натрий, хлор, сера) в золе опада относительно высоко (8%). Ежегодный возврат химических элементов в виде опада надземной и подземной фитомассы составляет от 1051.9 до 1096.2 кг/га, в войлоке — 755.6 и 777.4 кг/га (табл. 4).

Сообщества вейника Лангсдорфа потребляют много химических веществ на годичный прирост фитомассы и в большом количестве возвращают их в процессе биологического круговорота (табл. 4). Установлено, что на создание 1 т абс. сух. вещества надземной фитомассы требуется от 57 до 58 кг зольных элементов и от 4.3 до 4.9 кг азота.

В естественном состоянии вейниковые травостои возвращают в почву значительное количество зольных элементов и азота с опадом, что обеспечивает биогенную аккумуляцию в почве калия, кальция, фосфора, магния, марганца и других элементов. Большое количество фитомассы (опад, войлок), приуроченной к поверхности почвы и верхнему ее слою в 10—15 см (горизонты A_0A_1), способствует развитию в ней дернового процесса, характеризующегося значительным накоплением в верхних горизонтах гумуса и зольных элементов. При использовании же травостоев с надземной фитомассой отчуждается большое количество зольных элементов и азота, что приводит к обеднению почв, снижению урожая лугов и деградации травостоев. Такие изменения обычно и отмечаются в местах систематического использования травостоев.

Сообщества вейника Лангсдорфа — широко распространенные луговые ценозы Дальнего Востока. Травостои их отличаются простым флористическим составом и строением. Они продуктивны (накапливают до 46 т/га абс. сух. вещества) и обеспечивают годичный прирост фитомассы в 18.75 т/га. Во всех случаях в сообществах вейника Лангсдорфа фитомасса подземная значительно больше фитомассы надземной.

Биологический круговорот в исследованных сообществах может быть интенсивным (благоприятные условия) и заторможенным (менее благоприятные). Тип химизма азотно-кремниево-щелочной со значительным накоплением калия, фосфора, натрия, хлора, кальция, серы и железа.

Емкость круговорота химических элементов большая. На создание 1 т абс. сух. вещества надземной фитомассы требуется 57 кг зольных элементов и около 5 кг азота.

Для сохранения высокой и устойчивой продуктивности вейниковых сообществ необходимы умеренное сенокосное их использование и применение удобрений с учетом выноса основных химических элементов отчуждаемой фитомассой.

ЛИТЕРАТУРА

Аринушкина Е. В. (1961). Химический анализ почв. М. — Атлас Сахалинской области. (1967). Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. М. — Базилевич Н. И., Родин Л. Е. (1969). Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли. В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л. — Базилевич Н. И., Родин Л. Е. (1971). Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах (по материалам СССР). В кн.: Продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н., Доронина Ю. А., Егорова Е. М., Нечаева Т. И., Пробатова Н. С., Толмачев А. И., Черняева А. М. (1974). Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л. — Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И., Мурри И. К. (1952). Методы биохимического исследования растений. М. — Ивлев А. М. (1977). Особенности генезиса и биохимия почв Сахалина. М. — Ларин И. В., Ларина В. К. (1956). Общие выводы и заключения. В кн.: Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, 3. М.; Л. — Леванидов Л. Я. (1957). Биологическая роль марганца в растениях манганофилах. Учен. зап. Челябинск. пед. инст., сер. естеств.-геогр., 3, 1. — Матвеева Е. П. (1974). Биологическая продуктивность лугов СССР (равнинная часть). Растит. рес., 10, 4. — Пономарева В. В. (1971). Условия водноминерального питания растений, типы растительности и почвообразование. Тр. ВАСХНИЛ, 5. Л. — Попов М. Г. (1950). Растительность о. Монерон (Японское море). Бот. ж., 35, 4. — Поповцева А. А. (1974). Методическое руководство по ускоренному анализу золы растений. Сыктывкар. — Родин Л. Е., Базилевич Н. И. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара, М.; Л. — Родин Л. Е., Ремезов Н. Л., Базилевич Н. И. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л. — Сероштан Г. И., Иванов Г. И., Майков Н. В. (1976). Химический состав золы некоторых луговых формаций Приханкайской равнины. В кн.: Луговые почвы Приморья. Тр. Биолого-почв. инст., 39 (142). Владивосток. — Степанова К. Д., Морозов В. Л., Рассохина Л. И. (1974). Структура и продуктивность сообществ вейника Лангсдорфа в Камчатской области. Тез. докл. VI Всесоюзн. симпозиума «Биологические проблемы Севера» (ботаника и растительные ресурсы). Якутск. — Шалыт М. С. (1960). Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 2. М.; Л.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 II 1979.

УДК 581.5 : 631.542

В. В. Петрушенко, Э. М. Григорян, Л. В. Азарова

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА КОРРЕЛЯЦИОННЫХ ПЛЕЯД ПРИ ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ [1]

V. V. PETRUSHENKO, E. M. GRIGORIAN, L. V. AZAROVA. THE USE OF THE METHOD OF CORRELATED PLEIADS FOR THE EVALUATION OF THE STATE OF WOODY PLANTS UNDER DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITIONS

Исследование связи между различными биоэкологическими показателями у древесных растений и экологическими условиями методом корреляционных плеяд обнаружило, что сопряженность этих показателей в неблагоприятных условиях возрастает в обратной зависимости от степени адаптации вида к новым условиям среды. Это дает возможность использовать указанный метод анализа в диагностических целях.

В последнее время для оценки степени адаптации растений к новым экологическим условиям все чаще предпринимаются попытки использовать элементы статистического анализа и математического моделирования (Логгинов, 1977; Термена, 1977). Главной причиной этого является то, что до сих пор не выявлен какой-либо показатель состояния растений, который мог бы отвечать свойствам универсального признака, связанного со степенью адаптации. При оценке степени адаптации растительного организма в меняющихся условиях среды, при подборе соответствующих показателей решающую роль должен играть фактор сопряженности этих показателей друг с другом. Это подтверждает приведенный ниже корреляционный анализ некоторых биоэкологических показателей древесных видов растений.

Материал и методика

Объектом исследования служила группа древесных видов рода *Cercis*: *C. siliquastrum*, *C. griffithii*, *C. canadensis*, *C. chinensis*, выращенных в ботаническом саду Одесского государственного университета из семян, полученных из Средней Азии и имеющих возраст 17—18 лет. По данным многолетних наблюдений, проведенных учеными Одесского ботанического сада, рост и длительность вегетации у разных видов рода *Cercis* были неодинаковы и во многом зависели от климатических условий данного года наблюдений. Так, в период 1970—1975 гг. наибольшая длительность вегетации отмечалась у *C. siliquastrum* (234 дня), наименьшая — у *C. canadensis* (209 дней). В неблагоприятные по климатическим условиям годы этот показатель у всех видов снижался до 172—196 дней. Проведенные фенологические наблюдения показали также, что более стабильное цветение и плодоношение отмечаются у *C. siliquastrum*. Исходя из этих данных, можно считать этот вид наиболее приспособленным к новым условиям. Это также сопоставимо с показателем активности окислительных ферментов (каталазы и полифенолоксидазы), который в засушливый период летней вегетации был наибольшим у *C. siliquastrum*.

---

[1] Доложено на V Всесоюзном совещании по количественным методам анализа взаимосвязи растительности и среды 24—26 X 1978 (Ленинград).

В ходе экспериментов учитывали следующие показатели, полученные при анализе листьев: 1 — pH; 2 — редокс-потенциал EH, буферные емкости систем pH и EH; 3 — ΔpH; 5 — ΔEH; 4 — rH_2; 6 — pNa; 7 — удельная электропроводность σ. Измерения проводили по ранее принятой методике (Петрушенко, 1977). Одновременно учитывали агроклиматические показатели: 8 — сумма активных температур; 9 — средняя температура воздуха и 10 — сумма осадков (мм), 11 — содержание общей воды в листьях, 12 — линейный прирост однолетних побегов.

Весь набор признаков, измеряемых во время эксперимента, можно условно разделить на две группы. В первую группу вошли признаки, характеризующие реакцию растения на воздействие внешней среды. К ним относились основные физико-химические показатели (признаки 1—7, 11 и 12): pH, имеющий общебиологическое значение для совершения метаболических процессов; σ — удельная электропроводность, являющаяся показателем устойчивости молекулярной структуры клетки; EH — интегральный показатель окислительно-восстановительных процессов. Эти признаки определенным образом могут характеризовать кинетику обменных процессов в растительном организме, его адаптацию к изменяющимся условиям среды.

Ко второй группе отнесены признаки 8—10, характеризующие условия внешней среды.

Коэффициенты корреляции между регистрируемыми показателями рассчитывали по методике полевого опыта (Доспехов, 1973); построение корреляционных плеяд проводили по способу П. В. Терентьева (1959). Эксперименты охватывали два вегетационных сезона 1974 и 1975 гг., которые явились наиболее контрастными по своим климатическим условиям.

Основные метеорологические данные за 1974 г. на фоне среднемноголетних и метеорологических данных за 1975 г. составлены по материалам наблюдений агрометеостанции при Одесском селекционно-генетическом институте (ВСГИ). Весна 1974 г. была прохладной и влажной. Нарастание тепла (свыше 10° С) началось в конце апреля — на три недели позже, чем в 1975 г. Осадков за март—май выпало вдвое больше, чем в 1974 г. Лето было также прохладным. Среднемесячная температура июля в 1974 г. составила 20.1°, что на 1.3° ниже среднемноголетней и на 3.1° ниже, чем в 1975 г. За летний период 1974 г. осадков выпало 158.6 мм, что на 48.3 мм больше, чем в летние месяцы 1975 г.

Сумма активных температур за вегетационный период 1974 г. составила 3245 против 3742° в 1975 г.

Результаты и их обсуждение

Для установления закономерностей взаимосвязи отдельных изученных признаков, характеризующих состояние растений и условия внешней среды, были вычислены коэффициенты корреляции между разными комбинациями признаков для каждого вида растений. В качестве образца здесь приводим значения коэффициентов корреляции признаков только для *C. canadensis* (см. таблицу).

Корреляционные плеяды построены для всех испытуемых видов растений уровня $R \geqslant 0.75$ (см. рисунок). Связи между признаками 1 и 3, 2 и 4, 8 и 9, 8 и 10, 9 и 10 мы исключили как не имеющие смысловой ценности.

Коэффициенты корреляции (*R*) между исследуемыми признаками у *C. canadensis*

Номер признака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2	$\frac{-0.31}{0.03}$										
3	—*	$\frac{-0.27}{0.02}$									
4	$\frac{0.06}{-0.01}$	—	$\frac{0.27}{0.01}$								
5	$\frac{0.33}{0.45}$	$\frac{\mathbf{0.79}}{0.66}$	$\frac{0.33}{0.36}$	$\frac{-0.70}{0.52}$							
6	$\frac{}{-0.16}$	$\frac{}{0.26}$	$\frac{}{0.03}$	$\frac{}{\mathbf{0.91}}$	$\frac{}{0.52}$						
7	$\frac{}{0.33}$	$\frac{}{0.19}$	$\frac{}{0.53}$	$\frac{}{0.40}$	$\frac{}{0.34}$	$\frac{}{0.44}$					
8	$\frac{-0.59}{-0.62}$	$\frac{0.32}{0.17}$	$\frac{\mathbf{-0.79}}{\mathbf{-0.81}}$	$\frac{-0.52}{0.43}$	$\frac{-0.07}{-0.07}$	$\frac{}{0.50}$	$\frac{}{-0.27}$				
9	$\frac{0.46}{0.66}$	$\frac{-0.53}{0.11}$	$\frac{0.56}{-0.01}$	$\frac{0.63}{-0.18}$	$\frac{-0.24}{0.22}$	$\frac{}{-0.29}$	$\frac{}{0.29}$	—			
10	$\frac{-0.62}{-0.61}$	$\frac{-0.02}{0.11}$	$\frac{\mathbf{-0.78}}{\mathbf{-0.86}}$	$\frac{-0.05}{0.34}$	$\frac{-0.43}{-0.12}$	$\frac{}{0.39}$	$\frac{}{-0.40}$	—	—		
11	$\frac{}{0.38}$	$\frac{}{-0.10}$	$\frac{}{\mathbf{0.91}}$	$\frac{}{-0.31}$	$\frac{}{-0.71}$	$\frac{}{-0.32}$	$\frac{}{0.36}$	$\frac{}{\mathbf{-0.92}}$	$\frac{}{0.02}$	$\frac{}{\mathbf{-0.92}}$	
12	$\frac{-0.49}{-0.55}$	$\frac{-0.33}{-0.03}$	$\frac{-0.61}{\mathbf{-0.94}}$	$\frac{0.12}{-0.21}$	$\frac{-0.66}{-0.48}$	$\frac{}{-0.20}$	$\frac{}{-0.61}$	$\frac{0.54}{0.69}$	$\frac{0.12}{-0.05}$	$\frac{\mathbf{0.76}}{\mathbf{0.75}}$	$\frac{}{\mathbf{-0.78}}$

* Результаты не имеют реального смысла. В числителе — данные 1974, в знаменателе — данные 1975 г.

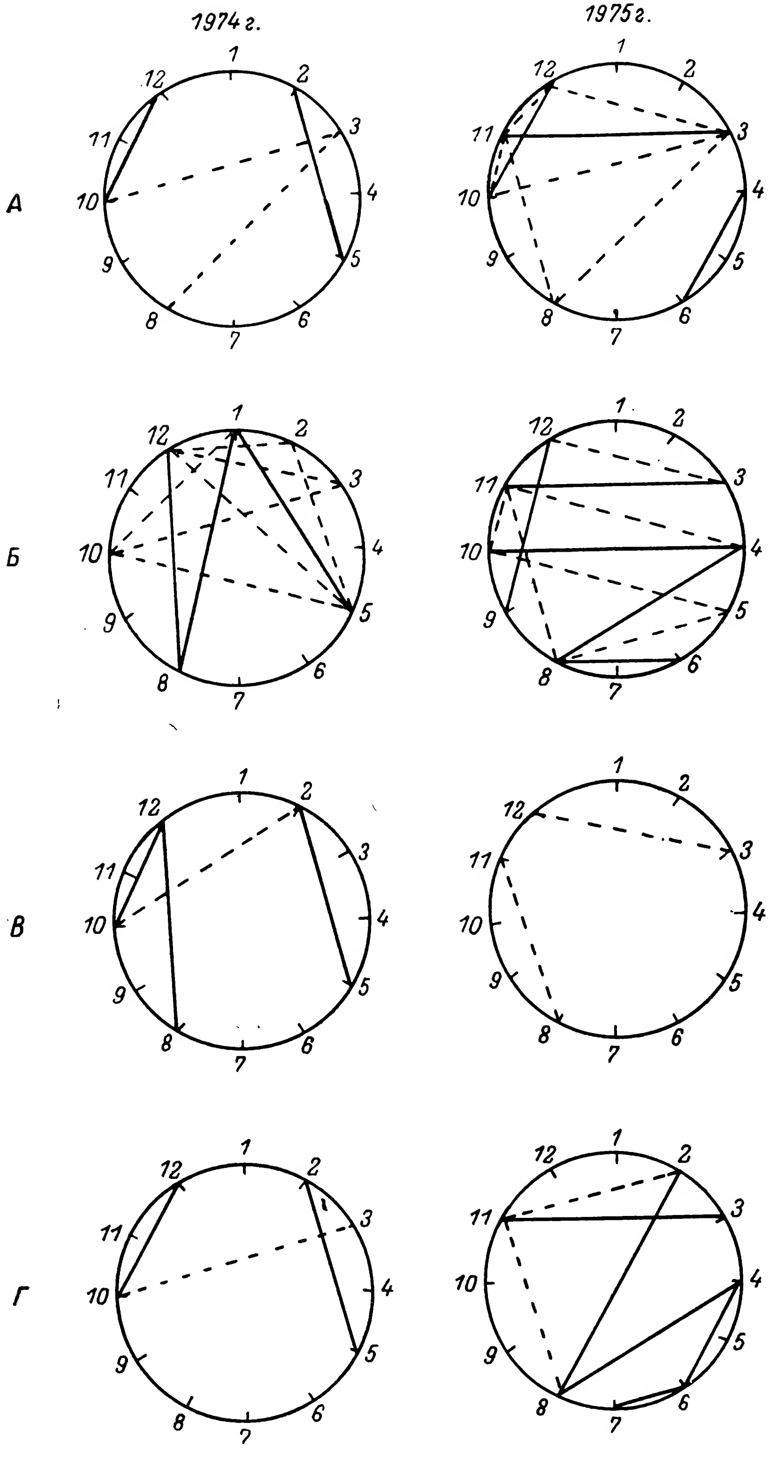
Анализ корреляционных плеяд показал, что у разных видов имеется специфическая взаимосвязь между некоторыми признаками.

По данным 1974 г., у *C. chinensis* наблюдалась отрицательная, а у остальных видов — положительная корреляция линейного прироста с суммой осадков и ЕН с rH_2. У всех видов (кроме *C. siliquastrum*) была обнаружена отрицательная корреляция суммы осадков с pH.

Данные 1975 г. выявили отрицательную корреляцию суммы активных температур с содержанием общей воды у всех видов. Также у всех видов (за исключением *C. griffithii*) имела место отрицательная корреляция линейного прироста с pH. *C. canadensis*, *C. chinensis* и *C. griffithii* обнаружили положительную корреляцию pH с содержанием общей воды, у *C. chinensis* такая корреляция не наблюдалась. *C. chinensis* и *C. griffithii* проявили положительную корреляцию между суммой активных температур и ЕН. Анализируя корреляционные связи между отдельными признаками у испытуемых видов растений, можно прийти к выводу, что в целом сопряженность коэффициентов корреляции между отдельными признаками у каждого вида разная.

Исходя из существующих представлений об авторегуляционных механизмах поддержания жизнедеятельности организма, можно допустить, что при значительном изменении экологических условий его генотип будет отзываться соответствующими изменениями фенотипических признаков, которые у устойчивых видов проявятся в меньшей мере, чем у неустойчивых. Соответственно меньшую сопряженность с факторами внешней среды и обусловленную этим меньшую сопряженность друг с другом должны иметь и другие показатели жизнедеятельности растения.

Статистически это может проявляться, с одной стороны, в коррелятивных связях признаков ответных реакций организма с факторами внешней среды и, с другой — в сопряженности между отдельными признаками ответных реакций.



Корреляционные плеяды признаков (для $R \geqslant 0.75$), которые достоверны при уровне значимости 0.05.

1—12 — номера признаков; *штриховые линии* — отрицательные, *сплошные* — положительные связи. *А* — *Cercis canadensis*, *Б* — *C. chinensis*, *В* — *C. siliquastrum*, *Г* — *C. griffithii*.

Коэффициенты корреляции между однозначными признаками у различных видов в наших экспериментах действительно оказались разными. Анализ корреляционных плеяд, представленных на рисунке, показывает, что наименьшей сопряженностью признаков в ходе вегетации обладает *C. siliquastrum*, наибольшей — *C. chinensis*. Из этого следует, что первый вид является наиболее адаптированным к рассматриваемым экологическим условиям, а второй — наименее адаптированным. Остальные два вида — *C. canadensis* и *C. griffithii* — должны быть близки между собой по степени адаптации. Этот вывод совпадает с реальной предысторией биолого-экологического изучения рассматриваемых видов.

Особенно четко эта закономерность проявилась в менее благоприятный для данной зоны засушливый 1975 г.

Таким образом, на примере группы видов рода *Cercis* показано, что корреляционные связи между отдельными фенотипическими признаками растения и рядом факторов внешней среды, а также связи между самими признаками могут быть выражены по-разному в зависимости от степени приспособления растений к условиям внешней среды. При этом в неблагоприятных условиях среды сопряженность показателей друг с другом возрастает. Следовательно, показатель сопряженности может быть использован в качестве критерия адаптации растительного организма к новым экологическим условиям.

Такой методический подход, по всей вероятности, может быть применим и в других случаях. Это подтверждают сходные результаты, полученные (Петрушенко, 1977) в аналогичных исследованиях с группой древесных растений, произрастающих в условиях хронического загрязнения воздушной среды.

ЛИТЕРАТУРА

Доспехов Б. А. (1973). Методика полевого опыта. М., Колос. — Логгинов В. Б. (1977). Два метода прогнозирования результатов интродукции на основе моделирования экологических признаков. В кн.: Биологические закономерности изменчивости и физиология приспособления интродуцированных растений. Черновцы, Изд. Черновиц. гос. унив. — Петрушенко В. В. (1977). Фізіко-хімічна оцінка стану деревно-чагарникових рослин в умовах промислового середовища. УБЖ, 34, 2. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9, 2. — Термена Б. К. (1977). Возможный подход к прогнозированию успешности интродукции древесных растений. В кн.: Биологические закономерности изменчивости и физиология приспособления интродуцированных растений. Черновцы, Изд. Черновиц. гос. унив.

Одесский государственный университет. Получено 12 II 1979.

УДК 581.19 : 582.657.2

Т. Е. Шевчук, И. П. Гаврилюк, В. Г. Конарев

ИММУНОХИМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДСТВА ВИДОВ РОДА *FAGOPYRUM* С ВИДАМИ ДРУГИХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА *POLYGONACEAE*

T. E. SHEVCHUK, I. P. GAVRILYUK, V. G. KONAREV. IMMUNOCHEMICAL ANALYSIS OF THE AFFINITIES OF THE GENUS *FAGOPYRUM* AND THE SPECIES OF SOME OTHER GENERA OF THE FAMILY *POLYGONACEAE*

Приведены результаты сравнительного иммунохимического изучения белков семян видов рода *Fagopyrum* и 46 видов других родов сем. *Polygonaceae* с целью выяснения их филогенетических отношений. Выявлена разная степень сходства белков родов *Polygonum*, *Oxyria* и *Calligonum* с белками рода *Fagopyrum*. Полученные данные свидетельствуют о наличии у близких родов сем. *Polygonaceae* иммунохимически иден-

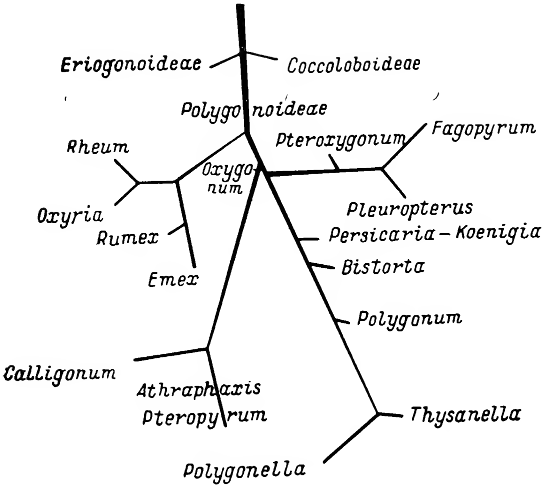


Рис. 1. Генеалогическое древо сем. *Polygonaceae*, по H. Gross (1913).

тичных белковых компонентов, являющихся гомологичными белковыми признаками в этом семействе. Такие виды представляют большой интерес как генетические ресурсы семейства, которые могут быть привлечены в селекцию для улучшения культурных форм гречихи.

Сем. *Polygonaceae* (гречишные) включает в себя около 40 родов, состоящих более чем из 900 видов. Травянистые виды этого семейства широко распространены на земном шаре, особенно в северной умеренной зоне, кустарниковые виды характерны для пустынь Средней Азии. В нашей стране произрастают представители 8 родов, включающих более 200 видов (Комаров, 1936). Из них в культуре возделываются три рода: *Fagopyrum*, *Rheum* и *Rumex*. Наиболее широкую известность и народнохозяйственное значение имеет род *Fagopyrum*. Однако заслуживают внимания и изучения и виды родов *Polygonum*, *Atraphaxis*, *Oxyria* и *Calligonum* как ценные лекарственные, кормовые и дубильные культуры.

Род *Fagopyrum* прошел длительный путь эволюции и представлен большим разнообразием форм, которые отличаются по морфологическим признакам, биологическим свойствам и хозяйственной ценности. Представители этого рода имеют ряд биологических признаков, общих с видами других родов сем. *Polygonaceae*: тип развития зародышевого мешка, строение плода, морфология цветка, анатомические признаки надземной части и корневой системы (Meissner, 1856; Gross, 1913; Лозина-Лозинская, 1936; Mahony, 1939; Столетова, 1940; Кротов, 1963).

Место рода *Fagopyrum* в генеалогии сем. *Polygonaceae* показано на рис. 1. По мнению H. Gross (1913), этот род ближе всего стоит к родам *Pteroxygonum* и *Pleuropterus*, а из рода *Polygonum* — к видам *P. persicaria* и *P. bistorta*.

Нет единого мнения о видовом разнообразии рода *Fagopyrum*. G. Roberty и S. Vautier (1964), J. Martinovsky (1965) включают в этот род виды *P. convolvulus*, *P. dumetorum*.

Выяснение степени родства видов гречихи с видами других родов важно не только для решения вопросов систематики, но прежде всего для поиска форм, которые могут быть привлечены к скрещиванию с целью улучшения этой культуры (Столетова, 1940; Кротов, 1963).

Наряду с классическими морфологическими и цитогенетическими методами для определения степени родства и филогенетических отношений видов растений в последние годы успешно используется иммунохимический анализ белков семян (Klozova, Kloz, 1972; Konarev et al., 1975; Конарев и др., 1976). Семена являются строго фиксированной фазой развития растения, и поэтому различия в составе и специфичности их белков обусловлены генетическими различиями сравниваемых форм. Семена содержат конститутивные и запасные белки. Первые — эволюционно консервативны, вторые — эволюционно лабильны и обладают ярко выраженной видовой специфичностью (Конарев, 1973; Конарев, Гаврилюк, 1977). В связи с этим анализ запасных белков позволяет выяснить степень родства видов, тогда как сравнение конститутивных белков дает возможность проследить более отдаленные филогенетические связи. Как показано на примере ряда злаков, степень иммунохимического сходства белков хорошо коррелирует со скрещиваемостью сравниваемых видов (Васильева, 1979).

В настоящей статье приведены результаты сравнительного иммунохимического изучения белков семян видов рода *Fagopyrum* и видов других родов семейства гречишных с целью выяснения их филогенетических отношений и обнаружения в других родах видов, близких к видам гречихи.

Материал и методы исследования

Семена исследованных видов из различных родов сем. *Polygonaceae* были получены из ботанических садов АН СССР. Достоверность определения видов проверяли в отделе высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Из рода *Polygonum* нами изучено 18 видов, относящихся к пяти секциям, из рода *Oxyria* — 2 вида, из рода *Rheum* — 10, из рода *Rumex* — 8, из рода *Emex* — 2, из рода *Calligonum* — 5, из рода *Atraphaxis* — один вид.

Белки выделяли из свежеразмолотых семян 1 М раствором NaCl на фосфатном буфере pH 7.0. Для иммунохимичестого анализа использовали кроличьи антисыворотки на белки семян *Fagopyrum tataricum* и *F. esculentum*, полученные Р. М. Авезджановым и А. С. Кротовым (1973). Двойную диффузию в гель проводили в микромодификации А. И. Гусева и В. С. Цветкова (1961) в 1.5%-м агаре на веронал ацетатном буфере pH 6.5. При сравнительном анализе учитывали число и интенсивность линий преципитации.

Результаты и их обсуждение

В спектре преципитации белков семян *F. esculentum* при проявлении гомологичной сывороткой формируется 8 четко выраженных линий преципитации. Наиболее интенсивная из них (на рис. 2 обозначена стрелкой) соответствует запасному 13S глобулину (Шевчук, 1979а). Белки семян *F. tataricum* в гомологичной реакции образуют также 7—8 линий преципитации. 13S глобулин у этого вида выражен тоже наиболее интенсивно (на рис. 2 он обозначен двумя стрелками — см. вклейку). При перекрестном проявлении белков семян этих видов обнаружены белковые компоненты, специфичные для каждого вида. Так, интенсивный белковый компонент (13S белок) и еще несколько слабых компонентов оказались специфичными для *F. esculentum*, т. е. эти компоненты выявляются только в белках этого вида и сывороткой только на его белки. Специфичными для *F. tataricum* являются также один интенсивный и несколько слабых компонентов. Подобные результаты получены Авезджановым и Кротовым (1973) при иммуноэлектрофоретическом изучении белков семян этих видов гречихи.

В белках семян многолетней гречихи *F. cymosum* больше общих компонентов с *F. tataricum*, чем с *F. esculentum*. Видоспецифические белки этих видов у *F. cymosum* отсутствуют, что свидетельствует об обособленности этого вида в роде *Fagopyrum* и о несколько большей близости его к *F. tataricum*, чем к *F. esculentum*.

Белки семян *F. giganteum*, как показано ранее (Шевчук, 1979б), включают компоненты, характерные для *F. cymosum* и *F. tataricum*, что служит подтверждением амфидиплоидной природы этого вида, полученного в результате гибридизации *F. cymosum* и *F. tataricum* (Кротов, 1973).

Использование сыворотки на белки семян *F. esculentum* и *F. tataricum* для изучения белков семян других видов сем. *Polygonaceae* позволило выявить у них белковые компоненты, иммунохимически идентичные белкам этих двух видов.

Как видно из рис. 2, число интенсивных компонентов в гетерологичных реакциях варьирует от 3—4 интенсивных компонентов у некоторых видов родов *Polygonum* и *Oxyria* до полного отсутствия реакции. У разных

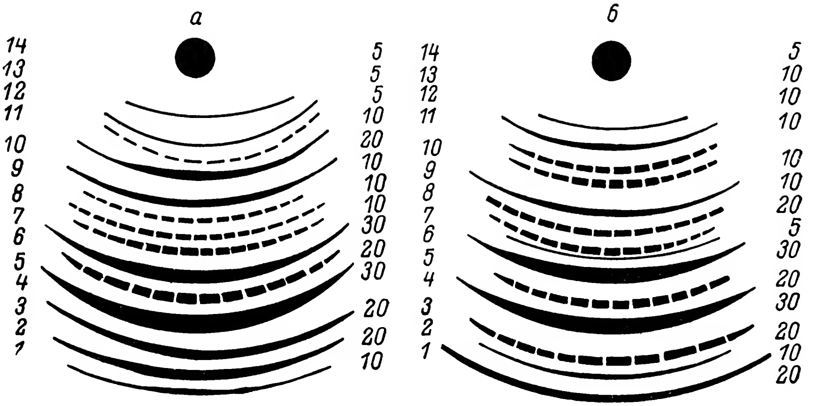


Рис. 3. Гомологичные «развернутые» спектры преципитации белков семян *Fagopyrum esculentum* (*а*) и *F. tataricum* (*б*).

Линии преципитации пронумерованы в порядке убывания подвижности *слева*, интенсивность их проявления обозначена в условных единицах *справа*. *Сплошной линией* обозначены компоненты, отчетливо различимые в гомологичной реакции, *штриховыми линиями* — компоненты, выявляющиеся в белках других представителей сем. *Polygonaceae*.

видов проявляются различные белковые компоненты. Некоторые из них в гомологичной реакции не проявляются как самостоятельные линии, а сливаются с другими. Учитывая это, мы составили спектры гомологичных реакций с учетом всех белковых компонентов, которые выявились каждой сывороткой в белках всех сравниваемых видов. Такие «развернутые» спектры гомологичной реакции для *F. esculentum* и *F. tataricum* представлены на рис. 3. Линии преципитации в спектрах пронумерованы от сыворотки к антигену в порядке убывания диффузионной подвижности. Справа в условных единицах обозначена интенсивность проявления каждой линии преципитации, что позволяет повысить «цену» интенсивных линий как признаков в сравнении со слабо проявляющимися линиями.

«Развернутые» гомологичные спектры *F. esculentum* и *F. tataricum* содержат по 14 компонентов, интенсивность которых оценена в 30, 20, 10 и 5 условных единиц, суммарное значение каждого спектра оценено в 210 единиц.

При оценке гетерологичных реакций учитывалось число компонентов и подсчитывалась суммарная интенсивность спектра. Например, в белках *Polygonum divaricatum* сывороткой на белки *Fagopyrum esculentum* проявляется три компонента, интенсивность которых оценена 25, 25 и 5 единиц, а сывороткой на белки *F. tataricum* — три компонента с интенсивностью 25, 25 и 10 единиц. Суммарная интенсивность спектра белков *P. divaricatum* в первом случае составила 50 единиц, во втором — 60, что соответствует 26 и 28% от суммарной гомологичной реакции белков *F. esculentum* и *F. tataricum* соответственно.

В таблице приведена интенсивность суммарных реакций для белков всех изученных видов в условных единицах, а также в процентах по отношению к гомологичным реакциям *F. esculentum* и *F. tataricum*. Последнее фактически отражает степень иммунохимического сходства белков семян каждого вида с белками *F. esculentum* или *F. tataricum* соответственно.

Из данных, приведенных в таблице, видно, что четыре вида рода *Fagopyrum* обнаруживают большое сходство между собой по иммунохимическим свойствам белка. Наиболее близки *F. esculentum* и *F. tataricum*. *F. cymosum* и *F. giganteum* значительно отличаются от первого и оба несколько ближе ко второму. Возможно, это отражает филогенетическую близость *F. cymosum* и *F. tataricum*. Это подтверждается тем, что А. С. Кротову (1973) удалось получить гибрид между этими видами, который был назван *F. giganteum*. Присутствие генома *F. tataricum* в генотипе этого амфидиплоида объясняет высокую степень сходства белков этого вида с бел-

Иммунохимическое сходство белков семян различных видов семейства *Polygonaceae* с белками семян *Fagopyrum tataricum* и *F. esculentum*

№ п/п	Вид	Хромосомные числа (1969)	Интенсивность реакции с сывороткой на белки семян			
			F. tataricum		*F. esculentum*	
			в условных единицах	в % к гомологичной реакции	в условных единицах	в % к гомологичной реакции
	Род *Fagopyrum* Mill.					
1	*F. esculentum* Moench	16	150	72	210	100
2	*F. tataricum* (L.) Gaertn.	16	210	100	150	72
3	*F. cymosum* Meissn.	32	160	80	135	64
4	*F. giganteum* Krot.	32	175	85	140	68
	Род *Polygonum* L.					
	Секция *Aconogonon* Meissn.					
5	*P. ajanense* (Regel et Til.) Grig.	20	30	14	35	17
6	*P. alpinum* All.	22	25	12	25	12
7	*P. divaricatum* L.	100	55	26	60	28
8	*P. dshawachischwilii* Charkev.	—	0	0	0	0
9	*P. coriarium* Grig.	40	20	9	15	7
10	*P. songaricum* Schrenk	100	0	0	0	0
11	*P. hissaricum* M. Pop.	20	20	9	25	12
12	*P. panjutinii* Charkev.	20	15	7	25	12
13	*P. luxurians* Grig.	—	0	0	0	0
	Секция *Persicaria* (Mill.) DC.					
14	*P. persicaria* L.	22	25	12	40	18
15	*P. orientale* L.	14	0	0	10	5
	Секция *Bistorta* (Scop.) DC.					
16	*P. bistorta* L.	46	60	28	60	28
17	*P. viviparum* L.	66	0	0	0	0
18	*P. carneum* C. Koch	24	45	21	35	17
19	*P. nitens* (Fisch. et Mey.) V. Petrov ex Kom.	44	65	31	90	44
	Секция *Pleuropterus* (Turcz.) Benth.					
20	*P. sachalinense* Fr. Schmidt	44	0	0	0	0
21	*P. weyrichii* Fr. Schimdt	20	40	18	30	14
	Секция *Tuniaria* Meissn.					
22	*P. convolvulus* L.	20	15	7	20	9
	Род *Oxyria* Hill					
23	*O. macrophylla* L.	14	40	19	55	26
24	*O. digyna* (L.) Hill	14	30	14	20	9
	Род *Atraphaxis* L.					
25	*A. pyrifolia* Bunge	28	0	0	0	0
	Род *Emex* L.					
26	*E. spinosa* L.	20	0	0	0	0
27	*E. vibo* L.	20	0	0	0	0
	Род *Calligonum* L.					
	Секция *Callyphysa* (Fisch. et Mey.) Borszcz.					
28	*C. junceum* (Fisch. et Mey.) Litv.	18	20	9	30	14
29	*C. rubescens* Mattei	18	20	9	30	14

№ п/п	Вид	Хромосомные числа (1969)	Интенсивность реакции с сывороткой на белки семян			
			F. tataricum		*F. esculentum*	
			в условных единицах	в % к гомологичной реакции	в условных единицах	в % к гомологичной реакции
	Секция *Calligonum*					
30	*C. acanthopterum* Borszcz.	36	20	9	30	14
	Секция *Pterococus* (Pall.) Borszcz.					
31	*C. leucocladum* (Schrenk) Bunge	18	30	14	45	22
	Род *Rumex* L.					
	Секция *Rumex*					
32	*R. crispus* L.	60	0	0	0	0
33	*R. alpinus* L.	20	0	0	0	0
34	*R. sanguineus* L.	20	0	0	0	0
35	*R. kerneri* L.	—	0	0	0	0
36	*R. epinard* L.	—	0	0	0	0
	Секция *Odontolapathum* Losinsk.					
37	*R. obtusifolius* L.	40	0	0	0	0
	Род *Rheum* L.					
	Секция *Rheum*					
38	*R. rhaponticum* L.	44	0	0	0	0
39	*R. wittrockii* Lundstr.	44	0	0	0	0
44	*R. altaicum* Losinsk.	44	0	0	0	0
41	*R. compactum* L.	44	0	0	0	0
42	*R. orientale* Losinsk.	22	0	0	0	0
43	*R. undulatum* L.	22	0	0	0	0
	Секция *Deserticola* (Maxim.) Losinsk.					
44	*R. tataricum* L.	22	0	0	0	0
45	*R. rupestre* Litv. ex Losinsk.	—	0	0	0	0
	Секция *Ribesiformia* Losinsk.					
46	*R. maximowiczii* Losinsk.	22	0	0	0	0

ками *F. tataricum* (69%). Эти данные свидетельствуют о том, что *F. tataricum* и особенно *F. giganteum* могут быть использованы в скрещиваниях как посредники для переноса в культурную форму ценных признаков от многолетней гречихи.

Из рода *Polygonum* наибольшее сходство с белками видов гречихи обнаружено у белков *P. nitens* (31 и 44%), *P. bistorta* (28 и 28%), *P. divaricatum* (26 и 28%), *P. carneum* (21%) и *P. weyrichii* (18%). Белки других видов проявляют значительно меньшее сходство или не реагируют с сыворотками на белки семян гречихи.

G. Meissner (1856) показал большое сходство этих видов с гречихой также по совокупности важных морфологических признаков, таких как положение семядолей, характер прицветников, число тычинок и форма плодов.

P. nitens, *P. divaricatum* и *P. ajanense* проявляют большее сходство с *F. esculentum*, а *P. weyrichii* и *P. panjutinii* — с *F. tataricum*.

Как видно из таблицы, деление видов рода *Polygonum* на секции не совпадает со степенью их родства с видами рода *Fagopyrum*, выявленным в нашей работе.

В ряде случаев виды, объединенные в одну секцию, резко различаются не только иммунохимически, но и по другим признакам. Так, в секции *Pleuropterus P. sachalinense* значительно отличается от *P. weyrichii* и от всех остальных видов рода *Polygonum* по анатомическому строению листа. Почти все виды, проявившие большое сходство с гречихой, имеют большее число хромосом. Возможно, эти виды являются аллополиплоидами и один из геномов близок к геному рода *Fagopyrum*. Большинство 20-хромосомных видов имеют 9—15% сходства с гречихой. Возможно, эти виды несут исходный геном, сохранивший предковые признаки родов *Polygonum* и *Fagopyrum* (Черняева, 1966; Жуковский, 1970; Навашин, Чуркасова, 1970; Исомиддинова, Соколов, 1977). Подтверждением этому являются результаты вегетативной гибридизации *P. divaricatum*, *P. weyrichii*, *P. sachalinense* с *F. esculentum*, проведенные Е. С. Алексеевой (1967).

Значительное сходство с белками гречихи обнаружено у двух видов рода *Oxyria*, особенно у *O. macrophylla* с *F. esculentum*. Иммунохимическое сходство с белками гречихи обнаружено у четырех исследованных видов рода *Calligonum*. Оно не обнаружено у *Atraphaxis pyrifolia*. Представители последних двух родов — многолетние кустарники, характерные для пустынь Средней Азии (Павлов, 1936). Н. А. Базилевская (1955) считает, что происхождение этих родов «безусловно должно связываться с развитой группой гречишных». Близкое родство их подтверждают результаты кариологического анализа и изучение микроскопического строения древесины (Меньшикова, 1964). Полученные нами данные иммунохимического анализа белков также подтверждают довольно близкое родство рода *Calligonum* с видами рода *Fagopyrum*. Возможно, что при изучении большего числа видов в роде *Atraphaxis* также будут найдены виды, родственные видам рода *Fagopyrum*.

Белки семян всех изученных нами представителей родов *Rumex*, *Rheum* и *Emex* не дали реакции с сыворотками на белки семян гречихи. Это свидетельствует о большей отдаленности этих родов от рода *Fagopyrum* по сравнению с другими изученными нами родами.

Генетическая отдаленность родов *Rheum* и *Rumex* от гречихи явилась причиной неудач при попытках скрещивания представителей этих родов с гречихой. Такие работы были проведены во Всесоюзном институте растениеводства им. Н. И. Вавилова А. С. Кротовым (неопубликованные данные).

На основе данных, приведенных в таблице, составлена схема, в которой все исследованные виды родов сем. *Polygonaceae* размещены вокруг видов рода *Fagopyrum* на расстоянии, соответствующем степени иммунохимической близости их белков (рис. 4). Виды, по-разному удаленные от видов гречихи, часто имели ярко выраженный общий белковый компонент. На схеме такие виды объединены штриховой линией. В основном такие группы состоят из видов, принадлежащих одному роду. Как видно, наиболее близки внутри окружности *II* два вида *Polygonum* — *P. nitens* и *P. bistorta*, внутри окружности *III* — несколько видов *Polygonum*, один вид *Calligonum* и один вид *Oxyria*.

Полученные нами данные свидетельствуют о наличии у близких родов сем. *Polygonaceae* иммунохимически идентичных белковых компонентов, которые являются гомологичными белковыми признаками в этом семействе. О возможности существования и необходимости выявления таких белковых признаков писал Н. И. Вавилов (1920).

Такие признаки свидетельствуют об общности происхождения видов из разных родов и наличии у них идентичного генетического материала. Это позволяет надеяться, что при более детальном обследовании сем. *Polygonaceae* будут еще найдены виды, генетически близкие видам гречихи. Такие виды представляют большой интерес как генетические ресурсы се-

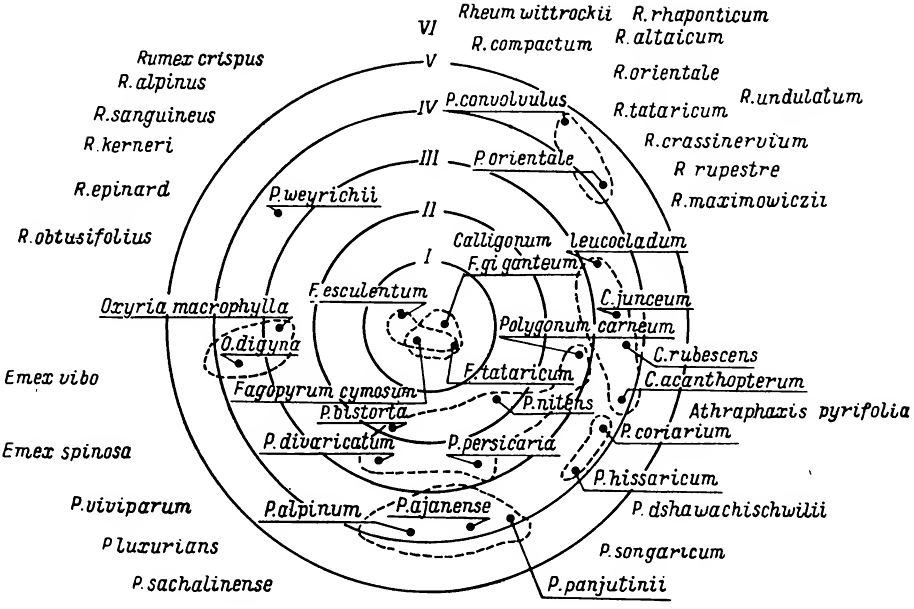


Рис. 4. Схема филогенетических отношений видов рода *Fagopyrum* с видами других родов сем. *Polygonaceae.*

Концентрические окружности разграничивают виды по степени иммунохимического сходства белков: *I* — более 50%, *II* — 50—30, *III* — 30—20, *IV* — 20—10, *V* — менее 10%, *VI* — реакция отсутствует.

Штриховыми линиями объединены виды, имеющие характерный общий белковый компонент.

мейства, которые могут быть привлечены в селекцию для улучшения культурных форм гречихи.

Пользуясь случаем, выражаем благодарность сотруднику Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР П. Д. Соколову, сотруднику Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова Ю. Д. Соскову за материал, консультацию и ценные замечания при выполнении работы.

ЛИТЕРАТУРА

Авезджанов Р. М., Кротов А. С. (1973). Иммунохимическая характеристика белков семян гречихи в связи с эволюцией и таксономией рода. Тр. прикл. бот., ген. сел., 52, 1. — Алексеева Е. С. (1967). Методика вегетативных прививок гречихи в полевых условиях. В кн.: Гречиха и просо. Орел. — Базилевская Н. А. (1955). Род *Calligonum* и направления эволюции его видов. Тр. Репетекской песчано-пустынной станции АН ТССР, 3. Ашхабад. — Вавилов Н. И. (1920). Закон гомологических рядов. Докл. III Всерос. селекц. съезда. Саратов. — Васильева Т. Н. (1979). Анализ геномов пыреев по белкам зерна. Вестн. с.-х. науки, 1. — Гусев А. И., Цветков Б. С. (1961). К технике постановки реакции микропреципитации в агаре. Лабораторное дело, 2, 43. — Жуковский П. М. (1970). Спонтанная и экспериментальная интрогрессия у растений, ее значение в эволюции и селекции. Генетика, 6, 4. — Исомиддинова Д., Соколов П. Д. (1977). Сравнительно-анатомическое исследование листьев некоторых видов рода *Polygonum* L. Раст. ресурсы, 13, 1. — Комаров В. Л. (1936). Сем. *Polygonaceae* (описание), род *Polygonum*. В кн.: Флора СССР, 5. М.; Л. — Конарев В. Г. (1973). Принцип белковых маркеров в геномном анализе и сортовой идентификации пшеницы. Тр. прикл. бот., ген. сел., 49, 3. — Конарев В. Г., Гаврилюк И. П. (1977). Принцип белковых маркеров и его использование в анализе исходного и селекционного материала, сортовой идентификации и регистрации растительных ресурсов. Сельскохоз. биол., 12, 5. — Конарев В. Г., Гаврилюк И. П., Пенева Т. И., Конарев А. В., Хакимова А. Г., Мигушова Э. Ф. (1976). О происхождении геномов пшеницы по данным биохимии и иммунохимии белков зерна. Сельскохоз. биол., 11, 5. — Кротов А. С. (1963). Гречиха. М.; Л. — Кротов А. С. (1973). Амфидиплоид гречихи. Бюл. ВИР, 30. — Лозина-Лозинская А. С. (1936). Роды *Fagoporum*, *Oxyria*, *Rheum*, *Rumex*. В кн.: Флора СССР, 5. М.; Л. — Меньшикова Е. А. (1964). Анатомическая и кариологическая характеристика семейства гречишных. Автореф. канд. дис. Пермь. — Навашин М. С., Чуркасова Н. А. (1970). Число хромосом и эволюция. Генетика, 6, 4. — Павлов Н. В. (1936). Роды *Atraphaxis*, *Calligonum*. В кн.: Флора СССР, 5. М.; Л. — Столетова Е. А. (1940). Гречиха. М.; Л. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Л. — Черняева А. М. (1966). К систематике гречихи Вейриха. В кн.: Растение и факторы внешней среды. Тр. Сахалинского комп. науч.-исслед. инст., 17. Южно-Сахалинск. — Шевчук Т. Е. (1979а). О серологической специфичности 13S глобулина гречихи. Матер. к совмест. засед. Уч. совета и Совета молодых ученых Каменец-Подольского с.-х. инст. Каменец-Подольск. — Шевчук Т. Е. (1979б). Иммунохимический анализ филогенетических связей видов рода *Fagopyrum* с другими видами семейства *Polygonaceae* Lindl. Тез. I Всес. совещания по хемосистематике и эволюционной биохимии растений. Ялта. — Gross H. (1913). Beiträge zur Kenntnis der *Polygonaceae*. Engl. Bot. J., 49. Leipzig. — Klozova E., Kloz I. (1972). Distribution of the protein phaseolin in some representative of *Viciaceae*. Biol. Plant., 14, 5. — Konarev V. G., Gavriljuk I. P., Sidorova V. V., Yamaleeva A. A. (1975). Proteins study of plant phylogenetics. XII Int. Bot. Congr. Abstr. II, 16. — Mahony K. L. (1939). Morphological and cytological studies on *Fagopyrum esculentum*. Amer. J. Bot., 22, 4. — Meissner C. (1856). *Polygonaceae*. In: DC. Prodromus sistematis naturalis regni vegetabilis, 14. Paris. — Martinovsky J. (1965). Kluč na urcovanie rastlin. Bratislava. — Roberty G., Vautier S. (1964). Les genres de *Polygonaceae*. Boissiera, 10.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 25 IX 1979.

УДК (581.4+581.84) : 581.44

Н. И. Габараева

ВЛИЯНИЕ N-НИТРОЗОСОЕДИНЕНИЙ НА РАННИЕ СТАДИИ МОРФОГЕНЕЗА ПРОРОСТКОВ *CUCURBITA PEPO* И *HELIANTHUS ANNUUS*

N. GABARAJEVA. THE INFLUENCE OF BIOLOGICAL-ACTIVE SUBSTANCES ON THE EARLY STAGES OF MORPHOGENESIS OF *CUCURBITA PEPO* AND *HELIANTHUS ANNUUS* SEEDLINGS

Проростки *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus* выращивали на агар-агаровых средах, содержащих диэтилнитрозамин (ДЭНА) в концентрации 0.02, 0.1 и 0.2% и N-нитрозо-N-этилмочевину (НЭМ) в концентрации 0.01 и 0.005%. В наших предыдущих исследованиях мы наблюдали укорочение главного и боковых корней, гипокотиля, замедление развития почечки, формирование значительных патологических разрастаний в основании гипокотиля.

В данной работе проводили измерение длины главного корня проростков, на основании чего строили кривые роста, а также определяли изменение величины митотического индекса в апексе главного корня. Исследование выявило значительное снижение величины митотического индекса в апексе главного корня, пропорциональное величине применяемой концентрации N-нитрозосоединения. При сопоставлении кривых роста с кривыми изменения величины митотического индекса выяснено, что исследованные вещества в основном действуют на процесс клеточного деления и в меньшей степени — на процесс растяжения клеток. Измеряли также размеры гипертрофированных клеток, формирующих патологические разрастания в основании гипокотиля. Выяснено, что гипертрофия происходит главным образом в латеральном направлении: латеральные размеры клеток под действием ДЭНА в концентрации 0.1% увеличиваются в 9 раз по сравнению с контролем, а под действием НЭМ в концентрации 0.005% — в 4 раза. В целом данные этого и предыдущих исследований позволяют понять изменение хода нормального морфогенеза проростков *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus*, происходящее под воздействием ДЭНА и НЭМ.

Исследование воздействия ряда биологически активных веществ, обладающих канцерогенной активностью в отношении животных, на проростки растений выявило неспецифичность их действия (Габараева, Ландсберг, 1978; Габараева, 1980). Все исследованные вещества — N-нитрозосоединения, афлатоксины и др. — оказывали общее угнетающее действие на проростки (в качестве модельных объектов были выбраны *Cucurbita pepo* L. и *Helianthus annuus* L.), замедляли рост их осевых органов — главного корня, гипокотиля, подавляли развитие боковых и придаточных корней, задерживали развитие почечки, а некоторые вещества — N-нитрозо-N-метилмочевина (НММ), N-нитрозо-N-этилмочевина (НЭМ), диэтилнитрозамин (ДЭНА), N-метил-N-нитрозоанилин (МНА), аурамин-ОО — вызывали тератологическую реакцию у проростков в форме патологических разрастаний тех или иных органов.

Для того чтобы объяснить наблюдающуюся картину нарушения нормального морфогенеза проростков под действием исследованных веществ, нужно знать причины торможения роста осевых органов проростков и причины появления патологических разрастаний. Ведущим процессом, обусловливающим рост осевых органов наряду с процессом растяжения клеток, является процесс деления клеток, поэтому важно было выяснить, как влияют исследованные вещества на процесс деления клеток в апексах корней, в частности в апексе главного корня. Как описано в предыдущих исследованиях (Габараева, 1975, 1980; Габараева, Ландсберг, 1978), патологические разрастания нижней части гипокотиля исследованных видов возникают на основе гипертрофии клеток первичной коры и сердцевины. Важно теперь выяснить направление и размах процесса гипертрофии в этой области.

Материал и методика

Чтобы оценить степень подавления скорости роста главного корня проростков, проводили измерение длины корня в течение нескольких суток после прорастания семян. Учет изменения скорости роста корней в норме и под влиянием N-нитрозосоединений проводили после воздействия ДЭНА в концентрациях 0.02, 0.1 и 0.2% — на проростки *Cucurbita pepo* и НЭМ в концентрации 0.01% — на проростки *Helianthus annuus*. Методика проращивания семян подробно описана ранее (Габараева, Слепян, 1975; Слепян, Габараева, 1975). В первые дни после прорастания граница между корнем и гипокотилем внешнеморфологически трудноопределима. Известно, что если у растений растяжение клеток вносит основной вклад в процесс роста корня на самых начальных стадиях развития, коррелятивная зависимость между длиной оси корень-гипокотиль и длиной собственно корня выражается прямой линией, т. е. длина корня в ходе роста пропорциональна длине оси (Ковалев, Обручева, 1977). Так как у проростков *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus* растяжение комплексов клеток в оси корень—гипокотиль также играет значительную роль при прорастании, у них, вероятно, имеет место та же коррелятивная зависимость, поэтому мы измеряли длину всей оси корень-гипокотиль, делая это трижды в сутки в течение 3—5 суток с момента прорастания. На основе полученных данных строили кривые роста для начального периода развития.

Для выяснения влияния исследованных веществ на процесс деления вели подсчет митотического индекса в апексе главного корня, фиксируя корни 3 раза в сутки, по Карнуа (6 : 3 : 1), начиная со вторых суток после прорастания. Зафиксированные корни окрашивали по Фёльгену, затем изготовляли давленые препараты апексов, после чего проводили учет процентного количества клеток, находящихся в каждой фазе митоза. Для каждой фиксации брали апексы от 7 корней, просматривали по 1 тыс. клеток с каждого апекса и определяли митотический индекс. Следует отметить, что в клетках апексов *Cucurbita pepo* вследствие того, что хроматин находится в интерфазе в сравнительно конденсированном состоянии, стадия профазы слабо отличима от стадии интерфазы, поэтому у этого вида мы подсчитывали метафазо-телофазный индекс. На основе полученных данных построены кривые изменения величины митотического индекса в норме и опыте.

При измерении длины клеток в зоне патологического разрастания в целях сравнимости результатов выбирали всегда второй ряд клеток первичной коры на продольных срезах через корень—гипокотиль, считая изнутри, от области сердцевины, и измеряли 10 клеток этого ряда, отступя 3 клетки от границы корня и гипокотиля, определяемой по появлению сердцевины. Размеры клеток в латеральном направлении (ширину клеток) определяли на поперечных срезах, измеряя последовательно все 10 рядов клеток первичной коры. Измерения выполняли с помощью винтового окулярного микрометра на пяти проростках для каждого варианта контроля и опыта, выбирая для этого по два среза из серии, т. е. всего измеряли по 100 клеток. Важно отметить, что, поскольку у проростков *Cucurbita pepo* в норме в основании гипокотиля с одной стороны развивается особый вырост, называемый пяткой (см. рис. 4), и этот вырост формируется благодаря клеточной гипертрофии, необходимо было иметь два варианта контроля: размеры клеток в области пятки и вне этой области.

Все числовые данные обработаны статистически по общепринятой методике (Плохинский, 1961), а максимальная ошибка средней арифметической не превышала 10%.

Результаты исследования

Кривые роста оси корень—гипокотиль проростков *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus* представлены на рис. 1 и 2. На рис. 1 показан ход кривых роста оси *Cucurbita pepo* в норме и под действием ДЭНА в трех концентрациях (0.02, 0.1 и 0.2%) в начальный период роста, а на рис. 2 — кривая роста оси *Helianthus annuus* в норме и под действием НЭМ в концентрации 0.01%. Как известно, рост корней описывается сигмоидной кривой (S-кривой), начальный отрезок которой (экспоненциальная ветвь) свидетельствует о первоначальном ускорении процессов; стационарному росту соответствует линейная часть кривой, а замедлению роста — логарифмическая ветвь (Обручева, Ковалев, 1975, 1979; Ковалев, Обручева, 1977; Мартын и др., 1976). Так как в данной работе внимание сосредоточено на становлении ростового процесса, то целесообразно было изучить экспоненциальную ветвь кривой.

Зародышевая ось в сформированных семенах *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus* до начала прорастания имеет определенную длину (около 2 мм), причем в течение первых суток прорастания длина ее практически не меняется (рис. 1, *1* и 2, *1*). При сравнении кривых роста в условиях опыта и контроля ясно видно, что относительная скорость роста корней, определяемая по углу наклона кривой роста к оси абсцисс, в опыте меньше, чем в контроле. Из рис. 1 также видно, что чем больше концентрация действующего вещества, тем сильнее подавляется рост корней. Известно, что рост корня, а соответственно и ход кривой роста определяются соотношением двух процессов: деления клеток и их растяжения. Исследования на клеточном уровне показали, что растяжение клеток — полноправный процесс не только при линейном, но и при экспоненциальном росте. После того как зона меристемы сформирована, клетки, выходя из зоны деления, приступают к растяжению, что и обеспечивает быстрое удлинение корня, которое, таким образом, во многом зависит от интенсивности деления клеток в апексе. Поэтому мы предприняли измерение величины митотического индекса в зоне меристемы главного корня. Результаты исследования представлены на рис. 3 и 4. Величина митотического индекса заметно снижена в апексах корней, подвергавшихся воздействию ДЭНА и НЭМ, причем большей концентрации действующего вещества соответствует более сильное подавление процесса деления клеток. У проростков *Cucurbita pepo* в норме величина митотического индекса достигает своей максимальной величины к концу вторых суток (рис. 3, *1*), суточные колебания недостоверны. В опыте величина митотического индекса достигает своего максимального значения позже, на третьи и четвертые сутки. У проростков *Helianthus annuus* (рис. 4, *1*) в норме уже через 1.5 суток величина митотического индекса

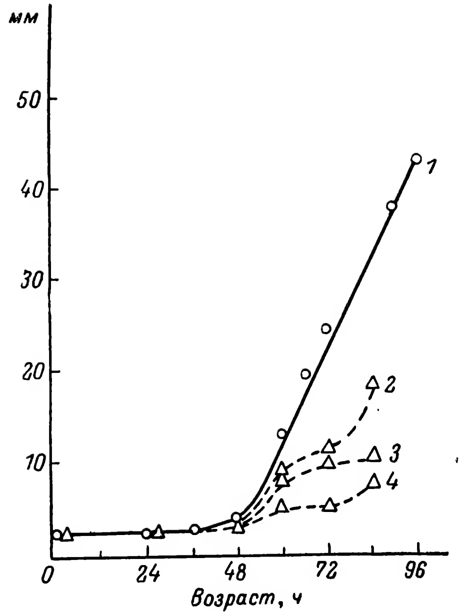


Рис. 1. Кривые роста оси корень—гипокотиль (*ось ординат*) проростков *Cucurbita pepo* в начальный период роста под воздействием диэтилнитрозамина (ДЭНА).

1 — контроль; воздействие ДЭНА: 2 — концентрация 0.02, 3 — 0.1, 4 — 0.2%.

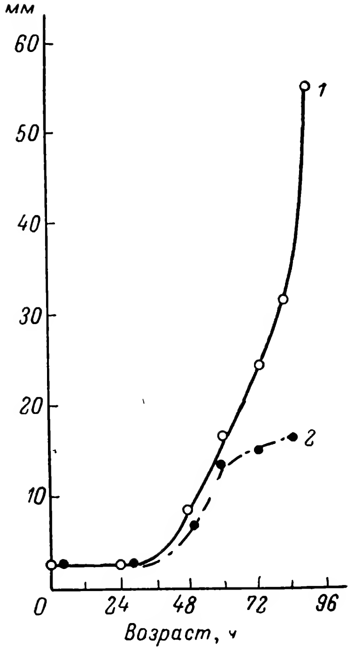


Рис. 2. Кривые роста оси корень—гипокотиль (*ось ординат*) проростков *Helianthus annuus* в начальный период роста под воздействием N-нитрозо-N-этилмочевины (НЭМ).

1 — контроль, 2 — воздействие НЭМ в концентрации 0.01%.

довольно высокая (5.6%), что говорит о том, что в апексе корня этого вида клеточные деления начинаются раньше, чем у проростков *Cucurbita pepo*. Под воздействием НЭМ величина митотического индекса заметно снижается (рис. 4, *2*).

Результаты измерения длины и ширины клеток первичной коры в основании гипокотиля проростков *Cucurbita pepo* в зоне патологического разрастания, вызываемого ДЭНА и НЭМ, представлены в таблице.

Сравнение средних значений длины и ширины клеток первичной коры основания гипокотиля *Cucurbita pepo* в норме и в области патологического разрастания при воздействии ДЭНА и НЭМ

Воздействующее вещество и область измерения	Используемая концентрация, %	Средняя длина клеток и ошибка средней, мм	Средняя ширина клеток и ошибка средней, мм
Контроль, область пятки	—	0.091±0.002	0.036±0.001
Контроль, внепяточная область	—	0.060±0.005	0.011±0.000
ДЭНА, область разрастания	0.1	0.061±0.002	0.091±0.002
НЭМ, область разрастания	0.005	0.092±0.003	0.045±0.001

Из таблицы видно, что: а) длина клеток первичной коры в основании гипокотиля под действием ДЭНА в концентрации 0.1% практически не увеличивается по сравнению с контролем вне пяточной области, а под действием НЭМ в концентрации 0.005% увеличивается в 1.5 раза, т. е. степень продольной гипертрофии под действием НЭМ совпадает с таковой, идущей в норме в пяточном выросте; б) латеральные размеры клеток в пяточном выросте увеличиваются втрое по сравнению с соответствующими размерами клеток коры, не входящими в пяточную область; под действием ДЭНА

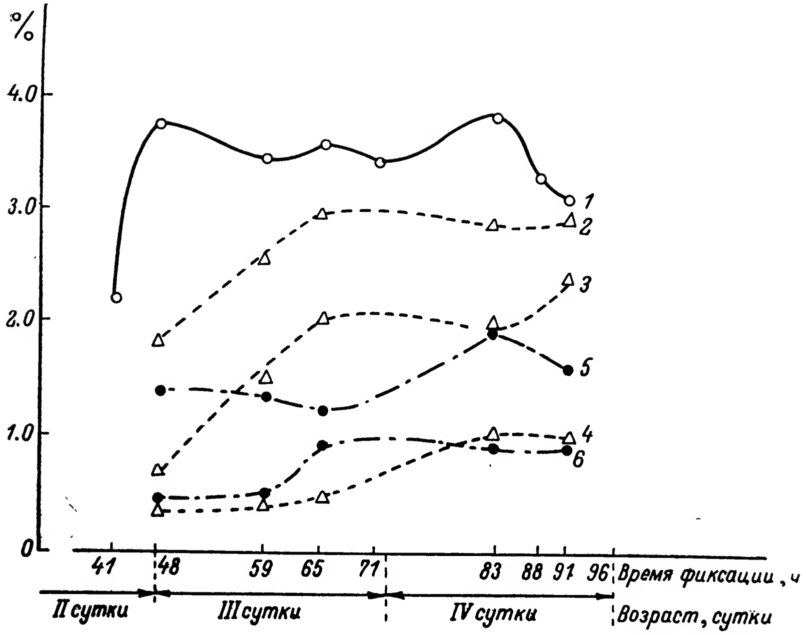


Рис. 3. Изменение величины митотического индекса (*ось ординат*) в зоне апекса главного корня проростков *Cucurbita pepo* под воздействием ДЭНА и НЭМ.

1 — контроль; воздействие ДЭНА: *2* — концентрация 0.02, *3* — 0.1; *4* — 0.2%, воздействие НЭМ: *5* — концентрация 0.005, *6* — 0.01%.

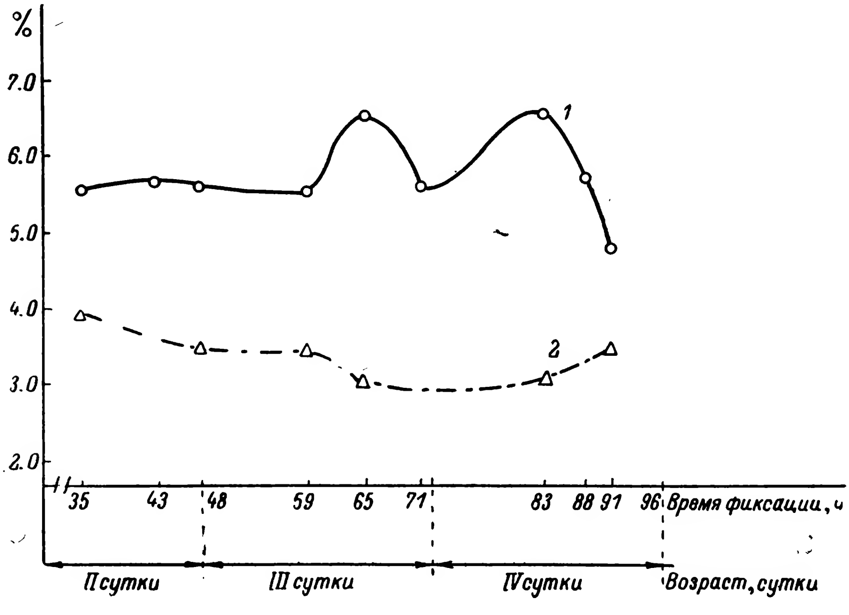


Рис. 4. Изменение величины митотического индекса (*ось ординат*) в зоне апекса главного корня проростков *Helianthus annuus* под воздействием НЭМ.

1, *2* — то же, что на рис. 2.

клетки первичной коры основания гипокотиля в результате латерального расширения превосходят клетки в контроле почти в 9, а под действием НЭМ — в 4 раза. Это хорошо согласуется с размерами патологических разрастаний проростков, появляющихся под действием этих двух веществ в исследованных концентрациях: разрастания, возникающие под действием НЭМ, значительно менее объемны, чем возникающие под действием ДЭНА.

Обсуждение результатов

При анализе кривых роста оси корень—гипокотиль у исследованных видов (рис. 1 и 2) видно, что длина оси удваивается у обоих видов в течение 12 ч: у *Cucurbita pepo* — между 36 и 48 часами с момента прорастания, а у *Helianthus annuus* — несколько раньше, между 30 и 42 часами после начала прорастания. Очевидно, этот скачок в скорости роста оси происходит вследствие роста клеток вдоль оси, т. е. при одновременном растяжении таблитчатых клеток в корне и гипокотиле. При этом следует отметить, что начало процесса роста клеток практически совпадает с началом процесса деления клеток в апексе корня, так как первые деления у *Cucurbita pepo* начинаются уже через 36 ч от начала прорастания, а у *Helianthus annuus* — еще раньше, приблизительно через 25 ч (рис. 3 и 4). Вклад процесса деления клеток в скорость роста начинает сказываться после формирования и стабилизации в апексе зоны деления и зоны растяжения. При сравнении кривых роста (рис. 1 и 2) и кривых изменения величины митотического индекса (рис. 3 и 4) в конце вторых—начале третьих суток видно, что характер изменения величины митотического индекса влияет на дальнейший ход кривых роста: кривые роста контрольных корней обоих видов растений резко меняют угол наклона к оси абсцисс (переход от экспоненциальной фазы роста к линейной), что совпадает с моментом достижения максимальной величины митотического индекса на рис. 3 и 4. Именно в этот период, через 48 ч после начала прорастания, когда процесс клеточного деления приобретает определяющее значение в отношении скорости роста оси, начинается отклонение кривых роста проростков *Cucurbita pepo* в опыте от контрольной кривой. Чем больше концентрация воздействующего ДЭНА, тем меньше величина митотического индекса (рис. 3, *2—4*). Соответственно и кривые роста (рис. 1, *2—4*) имеют различный наклон к оси абсцисс, показывая снижение скорости роста оси корня по мере увеличения концентрации воздействующего вещества. В опыте позднее, к середине 3 суток, происходит некоторое увеличение скорости роста корней (рис. 1, *2—4*), что, очевидно, подготовлено некоторой активизацией делений через 2.5 суток (рис. 3, *2—4*) и дальнейшим растяжением клеток, образовавшихся в результате деления. При воздействии ДЭНА в наименьшей концентрации из трех исследованных (0.02%) величина митотического индекса в конце концов оказывается приблизительно такой же, как в контроле (рис. 3, *2*), и скорость роста опытных корней (угол наклона кривой к оси абсцисс) становится примерно такой же, как и контрольного (рис. 1, *2*). Однако этот всплеск делений оказывается временным и в дальнейшем рост главного корня при воздействии ДЭНА в концентрации 0.1 и 0.2% прекращается.

Интересные данные относительно дальнейшего развития проростков *Cucurbita pepo*, подвергшихся воздействию ДЭНА в трех различных концентрациях, дал наш опыт по пересадке проростков с агаровой среды из термостата в почву с последующим перенесением в оранжерею на дневной свет. Выяснилось, что проростки, начинавшие свое развитие на среде с ДЭНА в концентрации 0.02 и 0.1%, при пересадке в почву развиваются нормально и вскоре (через 11 дней) догоняют в росте контрольные растения. Это происходит за счет нормального развития придаточных корней. В то же время проростки, росшие на среде с ДЭНА в концентрации 0.2%, гибнут, так как и у них подавляется развитие не только главного и боковых корней, но и придаточных.

На рис. 2 кривая роста оси *Helianthus annuus* под действием НЭМ в концентрации 0.01% в течение 60 ч после начала прорастания почти совпадает с кривой роста в контроле, вероятно, за счет более или менее нормально идущего процесс растяжения клеток, после чего начинает сказываться торможение процесса деления клеток, о котором свидетельствует более низкий уровень митотического индекса (рис. 4).

В целом следует отметить, что воздействующие вещества в основном влияют на процесс деления клеток апекса корня, что сказывается на скорости выхода клеток из зоны деления в зону растяжения.

Несомненно, данные по торможению деления клеток в апексе главного корня можно распространить и на апексы боковых и придаточных корней, анатомический анализ которых показывает дегенерацию боковых корней в зачатках и отставание в росте придаточных корней по сравнению с контролем; степень этих изменений зависит от концентрации воздействующих биологически активных веществ (Габараева, Ландсберг, 1978; Габараева, 1980). Как показано раньше (Габараева, 1980), имеет место также замедление развития почечки, что происходит, видимо, тоже за счет некоторого замедления процесса деления клеток. Более того, мы считаем, что диффузные деления вдоль оси гипокотиля проростков также оказываются отчасти подавленными вследствие воздействия биологически активных веществ. Эти данные хорошо согласуются с данными по нарушению гормональной регуляции при воздействии ДЭНА и НЭМ на проростки *Cucurbita pepo* (Беккер, 1979). А. М. Беккер отмечает, что для N-нитрозосоединений, к которым относятся ДЭНА и НЭМ, выявлены два пути влияния на процесс клеточного деления: во-первых, блокирование митоза этиленом, а во-вторых, блокирование митоза вследствие недостаточно высокой пороговой концентрации ауксина, которая создается в результате ингибирования транспорта индолилуксусной кислоты (ИУК) из семядолей в ось зародыша. Именно поэтому критической точкой роста проростков является конец вторых—начало третьих суток: время активизации в норме процесса активизации процесса деления клеток в апексах. Как указывает далее автор, типичным для роста клеток за счет растяжения при действии сверхоптимальных концентраций этилена на фоне низкого уровня ИУК является гипертрофия клеток, происходящая преимущественно в латеральном направлении. Это хорошо согласуется с нашими данными по выяснению направленности роста клеток в нижней части гипокотиля проростков *Cucurbita pepo.*

Зная основные закономерности роста проростков в норме и их изменение в условиях патологии, при действии биологически активных веществ, можно объяснить наблюдающиеся нарушения морфогенеза. Особенно четко прослеживаются эти изменения на примере воздействия ДЭНА. На рис. 5 схематически показан внешний вид проростков *Cucurbita pepo* в норме, при действии ДЭНА в трех различных концентрациях и при действии НЭМ в концентрации 0.005% по данным предыдущих исследований (Габараева, Ландсберг, 1978). Подавление роста корней в опыте объясняется торможением процесса деления клеток в апексах, при этом наибольшая концентрация воздействующего вещества вызывает наибольшее снижение величины митотического индекса и, следовательно, наибольшее торможение роста корня. Укорочение гипокотиля связано, очевидно, как с подавлением развития почечки, которое тоже пропорционально применяемой концентрации биологически активного вещества (Габараева, 1980), так и с приостановкой диффузных делений, имеющих место в гипокотиле нормально развивающегося проростка. Патологическое разрастание в основании гипокотиля формируется на основе процессов латеральной гипертрофии клеток первичной коры и сердцевины, причем бо́льшие размеры разрастаний под действием ДЭНА в концентрации 0.1% и меньшие — под действием НЭМ в концентрации 0.005% согласуются с величиной гипертрофии в 9 и 4 раза соответственно (см. таблицу и рис. 5). Форма разрастаний обусловлена совокупностью процессов деления клеток и их гипертро-

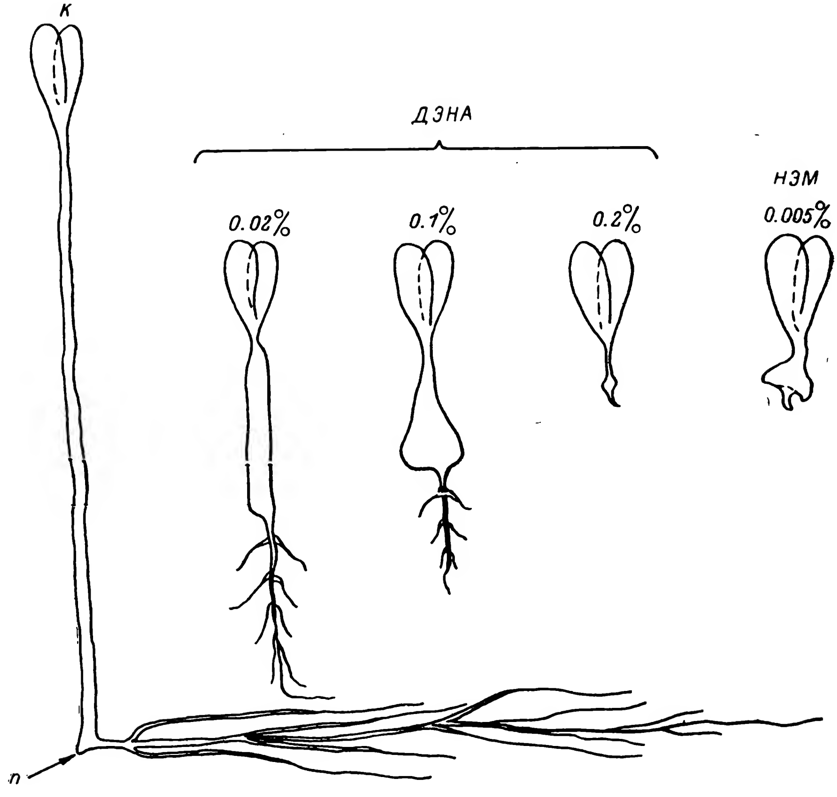


Рис. 5. Внешний вид проростков *Cucurbita pepo* в норме, под воздействием ДЭНА и НЭМ на 6-е сутки после прорастания (схема).

п — пяточный вырост, *к* — контроль.

фии и варьирует в зависимости от применяемой концентрации воздействующего вещества.

Автор выражает благодарность Н. П. Демченко за ценные советы при проведении работы и обсуждении результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Беккер А. М. (1979). Нарушение баланса ауксина и этилена в проростках тыквы при воздействии N-нитрозосоединений. Автореф. канд. дис. Л. — Габараева Н. И. (1975). Реакция проростков высших растений на воздействие бис-(*п*-диметиламинофенил)-метиленимина (аурамина-00) и N-нитрозо-N-метилмочевины (НММ). В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л. — Габараева Н. И. (1980). Морфолого-анатомические изменения проростков *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus* под воздействием N-нитрозосоединений и афлатоксинов в связи с проблемой патологического роста у растений. Бот. ж., 65, 4. — Габараева Н. И., Ландсберг Г. С. (1978). Морфолого-анатомические изменения проростков *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus* под воздействием биологически активных веществ. Бот. ж., 63, 1. — Габараева Н. И., Слепян Э. И. (1975). Реакция проростков цветковых растений на воздействие имино-ди-(пара-диметиламинофенил)-метана-аурамина-00. Вопр. онкологии, 21,8. — Ковалев А. Г., Обручева Н. В. (1977). Клеточный анализ S-кривой роста корня. I. Особенности деления и растяжения клеток в корнях конского каштана. Онтогенез, 8, 4. — Мартын Г. И., Мусатенко Л. И., Сытник К. М. (1976). Морфология зародышевой оси на ранних этапах прорастания семян фасоли. ДАН УССР, сер. «Б», 11. — Обручева Н. В., Ковалев А. Г. (1975). Клеточный анализ сигмоидной кривой роста корня. ДАН СССР, 225, 5. — Обручева Н. В., Ковалев А. Г. (1979). О физиологической интерпретации сигмоидных кривых роста органов растений. Физиол. раст., 26, 5. — Плохинский А. Н. (1961). Биометрия. Новосибирск. — Слепян Э. И., Габараева Н. И. (1975). Реакция проростков цветковых растений на воздействие N-нитрозо-N-метилмочевины. Вопр. онкологии. 21, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 III 1980.

УДК 581.84 : 581.162.1

В. В. Тренин

УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОГЕННЫХ КЛЕТОК МИКРОСПОРАНГИЯ *GINKGO BILOBA*

V. V. TRENIN. THE ULTRASTRUCTURE OF THE SPOROGENOUS CELLS OF *GINKGO BILOBA* MICROSPORANGIUM

Цитоплазма спорогенных клеток микроспорангия гинкго (*Ginkgo biloba* L.) в тот момент, когда можно впервые анатомически идентифицировать эти клетки, насыщена рибосомами, вакуоли мелкие, диктиосом немного, тилакоидная система пластид развита слабо, отмечены липидные капли. После завершения периода митотических делений в клетках спорогенной ткани появляются локальные расширения перинуклеарного пространства ядерной оболочки. Редкие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума приобретают на срезах вид мелких вакуолей неправильной формы. По периферии спорогенных клеток скапливаются пузырьки, между плазмалеммой и первичной клеточной стенкой появляется узкий слой мелкозернистого вещества.

Гинкго двулопастный *Ginkgo biloba* L. — единственный сохранившийся до наших дней представитель некогда обширной группы растений. Это «живое ископаемое» правомерно привлекает внимание ботаников, в том числе и исследователей эмбриологии растений. В мужской генеративной сфере гинкго с помощью электронного микроскопа к настоящему времени изучено строение микроспороцитов на стадиях телофаза I — тетрады микроспор (Wolniak, 1976). В литературе имеется описание тонкого строения сперматогенной клетки (Gifford, Lin, 1975). Вегетативная, генеративная и проталлиальные клетки пыльцевого зерна гинкго, проросшего на искусственной питательной среде, содержат органеллы с пониженной, судя по их строению, метаболической активностью (Dexheimer, 1969, цит. по: Chesnoy, Thomas, 1971). Ультраструктура спорогенных клеток микроспорангия гинкго до начала мейоза ранее никем не изучалась.

Почки брахибластов с примордиями микростробилов мы собирали с мужских экземпляров гинкго, произрастающих на территории Сухумского ботанического сада АН ГССР. Развитие микростробилов изучалось на постоянных препаратах, приготовленных по обычной цитологической методике. Образцы фиксировали смесью Навашина, срезы окрашивали генциан-виолетом. Для исследования ультраструктуры применяли глутар-осмиевую фиксацию. Обезвоживание материала проводили в серии спиртов и ацетоне. Срезы ткани, заключенной в эпон, готовили на ультратоме ЛКБ III 8800 и контрастировали последовательно в 2%-м водном растворе уранил-ацетата и в цитрате свинца.

Микростробилы гинкго развиваются на некоторых укороченных побегах вместе с листьями. По нашим наблюдениям, в условиях Сухуми различить генеративные почки на гистологических препаратах можно в конце июня, когда идет заложение примордиев микроспорофиллов. Под кроющими чешуями одной почки развивается сразу несколько микростробилов, и они значительно опережают рост и развитие примордиев листьев. Дифференциация тканей микроспорангия завершается в конце октября, в это время на продольных срезах через мужскую почку видно, что почти всю полость почки занимают микростробилы (рис. 1, *А* — см. вклейку).

Спорогенные клетки в микроспорангии анатомически можно идентифицировать в конце июля. Они значительно крупнее соседних клеток, имеют на срезах многоугольную изодиаметрическую форму, содержат крупные ядра с несколькими ядрышками (рис. 1, *Б*). Митотические деления в спорогенной ткани завершаются в середине октября. В ноябре микроспорангии гинкго состоят из многослойной стенки, окружающей комплекс спорогенных клеток, которые, по-видимому, превращаются в микроспороциты (рис. 1, *В*).

Электронномикроскопическое исследование показало, что в период, когда впервые можно идентифицировать спорогенные клетки, цитоплазма их насыщена в основном монорибосомами, вакуоли мелкие и немногочисленные, видны липидные капли. Пластиды представлены лейкопластами, которые имеют слабо развитую тилакоидную систему, на срезах в некоторых из них отмечены мелкие крахмальные зерна. Короткие профили цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума встречаются редко. Агранулярный ретикулум нами не наблюдался. Диктиосомы состоят из пяти-шести коротких и узких цистерн, с которыми ассоциированы мелкие пузырьки Гольджи. Ядерная оболочка с равномерно узким перинуклеарным пространством имеет хорошо различимые поры без каких-либо центральных структур. Участки конденсированного хроматина располагаются в ядрах неупорядоченно. Ядрышки крупные, округлой формы, 2.2—2.3 мкм в диаметре, с равномерно распределенными гранулярным и фибриллярным компонентами. Плазмалемма волнистая, на поверхности ее наблюдается узкий слой осмиофильного вещества (рис. 2, *А* — см. вклейку). Мембраны митохондрий плохо контрастируются, и эти органеллы на электронографиях почти не различаются. Клетки окружены узкими клеточными стенками, пронизанными многочисленными плазмодесмами. В общих чертах спорогенные клетки на этой стадии их развития сохраняют меристематический характер ультраструктурной организации (Данилова, 1972).

После завершения митотических делений в клетках спорогенной ткани протопласты соседних клеток остаются связанными одиночными плазмодесмами. Митохондрии становятся различимыми, они имеют эллипсоидальную форму и слабо развитые кристы (рис. 2, *Б*). Рибосомы объединяются в группы, которые на срезах имеют вид зигзагов и завитков. Строение ядрышек и хроматина в ядре не изменяется. Внешняя мембрана ядерной оболочки в некоторых клетках местами отходит от внутренней, в результате образуются локальные расширения перинуклеарного пространства (рис. 3, *А* — см. вклейку). В отдельных случаях наблюдался непосредственный переход наружной мембраны ядерной оболочки в цистерну гранулярного эндоплазматического ретикулума. Количество профилей цистерн ретикулума на срезах если и изменяется, то незначительно, и визуально это изменение отметить невозможно. В цитоплазме клеток появляются образования, которые на срезах имеют вид пузырьков и мелких вакуолей неправильной формы, ограниченных одиночной мембраной, несущей на внешней поверхности редкие рибосомы. Вероятно, эти образования представляют собой профили раздувшихся цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (рис. 2, *Б*; 3, *А*). Типичные диктиосомы в цитоплазме спорогенных клеток на этой стадии их развития не наблюдались, но отмечены скопления пузырьков, которые мы интерпретируем как диктиосомы с расширенными цистернами (рис. 3, *Б*). По периферии клетки располагаются пузырьки, часть из которых находится в непосредственной близости с плазмалеммой и даже контактирует с ней. Содержимое пузырьков электроннопрозрачное или мелкозернистое. В последнем случае внешне оно сходно с веществом, которое откладывается между плазмалеммой и клеточной стенкой (рис. 3, *Б*).

Ультраструктура спорогенных клеток микроспорангия наиболее полно изучена у подокарпа крупнолистного (Vasil, Aldrich, 1970) и сосны обыкновенной (Козубов и др., 1970; Козубов, 1972; Kupila-Ahvenniemi et al., 1978). Во многих исследованиях, касающихся микроспорогенеза и развития пыльцы, также приводится обычно краткое описание строения спорогенных клеток перед мейозом (Dickinson, Heslop-Harrison, 1977). Спорогенные клетки микроспорангия гинкго и других изученных видов растений имеют в основном сходное строение, но есть и некоторые различия. Мы не наблюдали в спорогенных клетках гинкго включений, ограниченных двойной мембраной, которые ранее были отмечены у *Pisum*, *Cephalotaxus*, *Gasteria*, *Lilium* (Biddle, 1979) и *Pinus* (Kupila-Ahvenniemi et al., 1978). Спорогенные клетки сосны обыкновенной зимой имеют участки цитоплазмы, заполненные многочисленными, параллельно расположенными цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума (Козубов, 1972; Kupila-Ahvenniemi et al., 1978). Следует отметить, что эргастоплазма в спорогенных клетках у других видов не наблюдалась. Вероятно, эта особенность тонкого строения спорогенных клеток микроспорангия характерна только для сосны в состоянии зимнего покоя.

Расширения перинуклеарного пространства оболочки ядер спорогенных клеток, подобные тем, которые мы наблюдали у гинкго в ноябре, ранее были описаны у подокарпа крупнолистного (Vasil, Aldrich, 1970), цератозамии мексиканской (Audran, 1973, цит. по: Singh, 1978) и у гороха посевного (Biddle, 1979). У подокарпа выпячивания внешней мембраны могут достигать плазмалеммы. В результате подобной необычайной активности ядерной оболочки в цитоплазме появляются многочисленные пузырьки. Этот процесс, по мнению I. K. Vasil и H. Aldrich (1970), связан с подготовкой к мейозу и формированием вокруг микроспороцитов новой каллозной клеточной стенки. По нашему мнению, у гинкго в ноябре происходят аналогичные процессы.

Формирование каллозной стенки вокруг спорогенных клеток при превращении их в микроспороциты является общей закономерностью для всех изученных семенных растений, поэтому если активность ядерной оболочки на этой стадии развития спорогенных клеток связана с образованием каллозной стенки, она должна проявляться в той или иной форме у всех растений, что, возможно, подтвердят новые тщательные исследования еще не изученных видов.

ЛИТЕРАТУРА

Данилова М. Ф. (1972). Онтогенез растительной клетки. В кн.: Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск. Карелия. — Козубов Г. М. (1972). Ультраструктура репродуктивных органов сосны обыкновенной. В кн.: Ультраструктура растительных клеток. Л., Наука. — Козубов Г. М., Тихова М. А., Сулимова Г. М. (1970). Цитоэмбриологические исследования и ультраструктура репродуктивных органов сосны обыкновенной. Лесоведение, 2. — Biddle J. A. (1979). Anther and pollen development in garden pea and cultivated lentil. Can. J. Bot., 57, 18. — Chesnoy L., Thomas M. J. (1971). Electron microscopy studies of gametogenesis and fertilization in gymnosperms. Phytomorphology, 21, 1. — Dickinson H. G., Heslop-Harrison J. (1977). Ribosomes, membranes and organelles during meiosis in angiosperms. Phil. Trans. Roy. Soc., 277. — Gifford E. M., Lin J. (1975). Light microscope and ultrastructural studies of the male gametophyte in *Ginkgo biloba*: the spermatogenous cell. Amer. J. Bot., 62, 9. — Kupila-Ahvenniemi S., Pihakaski S., Pihakaski K. (1978). Wintertime changes in the ultrastructure and metabolism of microsporangiate strobili in Scotch pine. Planta, 144, 1. — Singh H. (1978). Embryology of gymnosperms. — Vasil I. K., Aldrich H. (1970). A histochemical and ultrastructural study of differentiation of pollen in *Podocarpus macrophyllus* D. Don. Protoplasma, 71, 1—2. — Wolniak S. M. (1976). Organelle distribution and apportionment during meiosis in the microsporocyte of *Ginkgo biloba* L. Amer. J. Bot., 63, 2.

Институт леса
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 29 XI 1979.

УДК 582.26 : 591.471.1

И. В. Макарова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ ПАНЦИРЯ И МЕСТОНАХОЖДЕНИИ *THALASSIOSIRA CONFUSA* (*BACILLARIOPHYTA*)

I. V. MAKAROVA. SOME NEW DATA ON THE FRUSTULE MORPHOLOGY AND THE AREA OF *THALASSIOSIRA CONFUSA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Приводится расширенное описание вида по данным электронной микроскопии.

При изучении видового состава фитопланктона из северо-восточной части Тихого океана (сборы Н. И. Стрельниковой, июнь 1969 г.) было выявлено обилие и разнообразие видов рода *Thalassiosira* Cl. Многие из них были изучены при помощи трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов (Макарова, 1976а, б, 1977). Среди них обнаружен недавно описанный вид из Баренцева моря, бухты Дальние Зеленцы — *Thalassiosira confusa* Makar. (Макарова, 1975). Изучение этого вида в сканирующем электронном микроскопе «JEOL» марки JSM-U3 дало возможность установить детали структуры, невидимые в световом микроскопе, что позволило уточнить и дополнить диагноз этого вида.

Thalassiosira confusa Makar. (см. рисунок, *1—6* — вклейка). Макарова, 1975 : 149, рис. 1, 2.

Описание сделано по образцам, собранным в северо-восточной части Тихого океана: Алеутский желоб — 53°25′5″ с. ш., 169°32′8″ з. д.; 53°48′4″ с. ш.; 163°30′ з. д.; Аляскинский залив — 56°14′ с. ш., 140°03′ з. д.

Клетки в виде барабана со слегка закругленными углами, 16.5—20 мкм выс., образуют цепочки из 4—6, соединенных несколькими тонкими тяжами. Расстояние между клетками в цепочке равно примерно высоте вегетативной клетки. Створки плоские, 21.6—45 мкм в диам., с неясно выраженными или отчетливыми пучками, 8—11 ареол в 10 мкм в центре створки, 9—12 у края. В центре створки 5—7 отчетливых подпертых выростов, образующих 1—2 слегка изогнутых линий (см. рисунок, *1—5*). Подпертые выросты имеют небольшую длину трубки и три поддерживающих опоры с внутренней поверхности створки (см. рисунок, *4*, *5*), а с наружной поверхности створки они заканчиваются отверстием. На границе с загибом створки кольцо равномерно расположенных подпертых выростов, 3 в 10 мкм, имеющих значительную длину трубочек только с внутренней поверхности створки, а с наружной представленных отверстием. Двугубый вырост с короткой внутренней трубкой, переходящей в сильно расширенную уплощенную часть с длинной щелью, расположен в одном кольце с подпертыми выростами, занимая место одного из них (см. рисунок, *3*) или ближе к одному из выростов (см. рисунок, *2*, *6*). С наружной поверхности створки он представлен только отверстием. Загиб створки низкий, с радиальными рядами ареол, 12—14 в 10 мкм.

Местонахождение. Баренцево море (Дальние Зеленцы); северо-восточная часть Тихого океана: Алеутский желоб, Аляскинский залив.

Недавно этот вид был также обнаружен в северо-западной части Тихого океана, к юго-востоку от Курильских островов (Fryxell, Hasle, 1979). Авторы приводят электронномикроскопические фотографии этого вида (фиг. 29, 30).

Этот вид обнаруживает морфологическое сходство с *T. ignota* Makar. и *T. latimarginata* Makar., которое выражается в строении и расположении центральных подпертых выростов, также изученных в СЭМ.

ЛИТЕРАТУРА

Макарова И. В. (1975). Новые виды рода *Thalassiosira* Cl. из Баренцева моря. Нов. сист. низш. раст., 12. — Макарова И. В. (1976а). Новые данные о морфологии нескольких видов рода *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа. Бот. ж., 61, 5. — Макарова И. В. (1976б). О морфологической изменчивости некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl., ее особенностях и значении. Бот. ж., 61, 11. — Макарова И. В. (1977). О новом местонахождении и систематическом положении малоизвестного вида *Thalassiosira allenii* Takano. Нов. сист. низших раст., 14. — Fryxell G. A., Hasle G. R. (1979). The genus *Thalassiosira*: species with internal extensions of the strutted processes. Phycol., 18, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 I 1980.

УДК 581.526.35 (524) 14

М. А. Иломeтс

ПРИРОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ СФАГНОВОГО ПОКРОВА В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЭСТОНИИ

M. A. ILOMETS. GROWTH RATE AND PRODUCTIVITY OF THE SPHAGNUM CARPET IN THE SOUTH-WESTERN ESTONIA

Приведены данные о линейном приросте и первичной продуктивности сфагновых сообществ западного массива болотной системы Нигула (юго-западная Эстония). Вычислена биомасса растительного покрова. Обсуждается вопрос об автономности сфагновых сообществ от условий среды с точки зрения роста сфагнума.

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ БОЛОТНОЙ СИСТЕМЫ

Болотная система Нигула является государственным заповедником и находится в юго-западной части Эстонии, примерно в 10 км восточнее Рижского залива и в 35 км южнее г. Пярну. Она расположена в друмлиновом ландшафте. Четвертичный покров ложа болотной системы является относительно маломощным (5—8 м) и представлен в основном красновато-бурой супесчаной мореной. В понижениях между друмлинами морена повсеместно покрыта лимногляциальными песками и алевритами.

Болотную систему Нигула можно разбить на три довольно самостоятельных массива: восточный, западный и северный. Два первых разделены погребенными друмлинами, вершины которых представляют собой хорошо заметные болотные острова. Общая площадь болотной системы — 2960 га (Kukk, Masing, 1964).

Исследования, результаты которых приводятся в статье, проводились на западном массиве площадью около 800 га. Господствующими здесь являются грядово-мочажинный и грядово-озерковый комплексы, занимающие соответственно 55 и 30% от общей площади массива. Остальная часть массива покрыта кустарничковым комплексом. Исследуемое болото — типичный представитель западноэстонских плоско-выпуклых верховых болот. В его растительном покрове преобладают следующие растения: разреженный древесный ярус состоит из *Pinus sylvestris* L. [1] и *Betula pubescens* Ehrh.; в травяно-кустарничковом ярусе господствуют *Calluna vulgaris* (L.) Hill, *Eriophorum vaginatum* L., *Baeothryon caespitosum* (L.) Hartm.; в моховом—

---

[1] Названия цветковых растений приводятся по «Eesti Taimede Määraja» (Таллин, 1967), названия сфагновых мхов — по «Определителю сфагновых мхов СССР» (Савич, Смирнова, 1968).

Sphagnum rubellum Wils. (35% от общей площади массива), *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. (15%), *S. balticum* (Russ.) C. Jens. (15%), *S. magellanicum* Brid. (10%) и на окраине болота — *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens. (5%). Относительно большая площадь занята дегенерированным сфагновым покровом (20%), на котором часто встречаются лишайники рода *Cladonia* (*C. alpestris*, *C. mitis*, *C. rangiferina*). Озерки занимают небольшую площадь. Общее покрытие сфагновых мхов на болоте составляет 80%.

Кочки и гряды от общей площади массива занимают 70, мочажины — 10, межкочья — 10 и окрайки болота, где микрорельеф не выражен, — 10%.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Геоботаническое описание растительного покрова проводилось маршрутным методом (Masing, Trass, 1955). Через каждые пять шагов (примерно 3.5 м) на площадке в 10×10 см определяли покрытие видов сфагнума (с 10%-й точностью), жизненность (по четырехбалльной шкале: мертвая, дегенерирующая, нормальная или высокая), микрорельеф (озерко, мочажина, межкочье, кочка), высота кочки (с точностью до 5 см) и покрытие видов цветковых растений, находящихся вокруг площадки (10×10 см) на площади в 25×25 см.

Годичный линейный прирост сфагнума определяли двумя методами — колышков (Clymo, 1970; Ilomets, 1974; Илометс, 1976) и окрашивания. Первым методом можно измерять прирост сфагнума, растущего на кочках и грядах, вторым — прирост мочажинных видов сфагнума. Метод окрашивания в принципе сходен с методом перевязок. Мы использовали обычную красную нитрокраску. На стебель сфагнума на определенном расстоянии от верхушки растения (обычно 10 или 20 мм) при помощи тонкой стальной проволоки наносилась красная точка, а через определенный период времени измерялось расстояние между верхушкой и намеченной точкой, тем самым вычислялся прирост стебля (отметка краской сохраняется на стебле не менее двух лет). Преимуществом метода окрашивания является то, что он быстрее и точнее, а его влияние на рост растений слабее, чем метод перевязок. При изучении влияния перевязок на рост сфагнума Н. Г. Солоневич (1966) обнаружила, что они приводят к появлению боковых ветвей, нарушая естественный прирост. Метод окрашивания, по нашим опытным данным, такого побочного влияния не оказывает.

Плотность (количество стеблей на 1 дм^2) определяли для видов сфагнума в различных местообитаниях на участках в форме круга с площадью 18.6 см^2, а затем данные перечисляли на 1 дм^2. Использовали 40-кратную повторность. Для определения веса с площади 18.6 см^2 брали пробу разных видов сфагнума и из разных местообитаний. Головки (верхушки в 1 см) и остальную часть растений упаковывали раздельно, затем высушивали до абсолютно сухого веса, взвешивали и определяли вес стебля длиной в 1 см. Продуктивность сообществ сфагнума вычисляли по данным линейного прироста и веса стеблей на единицу длины и на единицу площади. Под продуктивностью, по общепринятому определению, подразумевается скорость, с которой растения создают органическое вещество.

Биомассу видов сфагнума вычисляли по способу Т. В. Малышевой (1970) на основе данных по длине живой части растения, т. е. веса головки и стебля. Предполагается, что вес неразветвленного зеленого стебля постоянен в разных его частях. Измерения мы проводили в начале июня и в начале ноября 1975 г., т. е. определяли весеннюю и осеннюю биомассу сфагнума.

Продуктивность и биомасса травяно-кустарничкового яруса были определены в 1975 г. Р. Тинтом. Исследования проводили на верховом болоте западно-эстонского типа (Куресоо). На пробных площадках размером 25×25 см, расположенных на основе таблицы случайных чисел, срезали всю надземную часть травяно-кустарничкового яруса. Для определения биомассы подземной части данного яруса срезали слой толщиной 15—

30 см, из которого выделяли все живые корни. В лаборатории у видов травянистых растений разделяли старые листья и листья текущего года, у кустарничков — мертвые ветви, прирост текущего года и приросты предыдущих лет. Количество проб в надземной части данного яруса составляло 118 (из них 38 в мочажинах или в межкочьях, 15 — на склонах кочек и 65 — на вершинах кочек), в подземной — 18.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Линейный прирост сфагновых сообществ[2]

Результаты измерения линейного прироста показали большие колебания как в пределах одного сообщества в разные годы, так и между сообществами в течение одного и в разные годы.

Самые высокие приросты имели мочажинные сообщества и покров *Sphagnum angustifolium* на краю болота в болотном сосновом лесу. Крайне высокий линейный прирост, превышающий таковой мочажинных сообществ более чем в 5 раз, имело сообщество S. cuspidatum в озерках. У остальных сообществ линейный прирост был меньше. В целом картина выглядела очень пестрой, и можно только утверждать, что линейный прирост сфагновых мхов колебался в пределах от 3 (*S. rubellum*) до 150 (*S. cuspidatum*) мм (табл. 1).

На основании колебания средних данных линейного прироста в разные годы можно выделить четыре группы сообществ:

1. Линейный прирост колеблется от 0 до 20% у сообществ S. cuspidatum в озерках (20%),[3] S. fuscum на кочках (0), S. fuscum+S. rubellum на кочках (20%).

2. Линейный прирост колеблется от 20 до 100% у сообществ S. angustifolium на краю болота (60%), S. balticum в межкочье (80%), S. balticum+S. rubellum на кочках (40%).

3. Линейный прирост колеблется от 100 до 150% у сообществ S. balticum+S.magellanicum в межкочье (150%), S. magellanicum в мочажинах (140%), S. nemoreum Scop. на краю болота (120%), S. rubellum на кочках (130%), S. rubellum+S.magellanicum на кочках (120%).

4. Линейный прирост более 150% у сообщества S. balticum в мочажинах (300%).

Наиболее устойчивыми и стабильными в отношении роста растений и независимыми от абиотических условий являются сообщества первой группы. Устойчивость роста S. cuspidatum можно объяснить малой изменчивостью среды обитания вида. Самым стабильным и автономным является сообщество S. fuscum. При произрастании в сообществе с S. rubellum этот вид определяет стабильность роста и своего компонента. От условий обитания больше других зависит линейный рост сообщества S. balticum в мочажинах. Так как *S. balticum* преобладает в растительности мочажин, то в целом оказывается, что рост растений мочажин наиболее зависит от условий обитания.

Расположив все сообщества по степени возрастания величины линейного прироста, можно определить, какое влияние одни виды сфагнума оказывают на рост других видов (табл. 2).

Коэффициент корреляции между линейным приростом сообщества и высотой уровня болотных вод показывает относительно слабую отрица-

---

[2] Под линейным приростом сфагновых сообществ мы понимаем прирост в высоту сфагнового покрова этих сообществ.

[3] В скобках указаны колебания средних линейных приростов (в %) данного сообщества в разные годы.

ТАБЛИЦА 1

Продуктивность (г/дм² в год) и линейный прирост (мм/год) сфагновых сообществ западного массива болотной системы Нигула в 1974—1977 гг.

Сообщество сфагнума	Повторность	1974	1975	1976	1977	Встречаемость сообществ, %	Вес 1 см слоя сфагнума на 1 дм²
		31 V—25 X	13 V—4 X	13 V—10 X	24 V—5 X		
S. angustifolium							
на краю болота	40	— —	1.1 (19) *	1.7 (29)	1.1 (18)	5	0.6
S. balticum							
в мочажинах	60	4.8 (23)	1.9 (9)	7.6 (36)	5.7 (27)	5	2.1
в межкочье	55	0.7 (8)	0.7 (9)	0.5 (6)	0.4 (5)	5	0.8
на кочках	30	— —	— —	0.7 (9)	0.6 (8)	+ **	0.8
S. balticum+S. magellanicum							
в межкочье	35	1.0 (9)	1.0 (10)	0.4 (4)	0.5 (5)	5	1.0
на кочках	30	—	— —	1.0 (10)	1.0 (9)	5	1.1
S. balticum+S. rubellum							
в межкочье	55	— —	0.8 (5)	0.8 (5)	0.8 (5)	5	1.5
на кочках	40	1.2 (6)	1.0 (5)	1.0 (6)	1.2 (7)	5	1.7
S. cuspidatum							
в озерках	60	— —	0.9 (150)	0.8 (135)	0.7 (123)	+	0.06
S. fuscum							
на кочках	40	0.8 (4)	0.8 (4)	0.8 (4)	0.8 (4)	10	2.1
S. fuscum+S. rubellum							
на кочках	45	1.1 (5)	1.1 (5)	1.3 (6)	1.1 (5)	10	2.1
S. magellanicum							
в мочажинах	70	2.4 (17)	1.7 (12)	4.1 (29)	1.7 (12)	+	1.4
на кочках	25	1.3 (11)	0.7 (6)	1.2 (10)	1.3 (11)	+	1.2
S. nemoreum							
на краю болота	50	2.2 (11)	1.0 (5)	1.4 (7)	1.6 (8)	5	2.0
S. rubellum							
в мочажинах	66	— —	0.8 (4)	2.8 (14)	2.2 (11)	+	2.0
на кочках	200	1.6 (7)	0.7 (3)	1.4 (6)	1.4 (6)	30	2.3
S. rubellum+S. magellanicum							
на кочках	20	1.7 (10)	0.9 (5)	1.2 (7)	1.9 (11)	10	1.7
Средний линейный прирост		(6.9)	(5.4)	(8.7)	(7.8)	100	2.33
Средняя продуктивность		1.4	0.9	1.3	1.4		
Продуктивность сфагнового покрова		1.1	0.7	1.0	1.1		
Количество осадков, мм		495.1	387.8	318.6			

* Цифры в скобках обозначают линейный прирост.

** Знак «+» обозначает, что встречаемость данного сообщества была менее 3%, знак «—» — прирост в данный год не определяли.

ТАБЛИЦА 2

Средний линейный прирост сфагновых сообществ западного массива болотной системы Нигула за 1974—1977 гг.

Сообщество	Микрорельеф	Высота уровня болотных вод, 15—17 VII 1977, см	Относительная высота микрорельефа *	Средний линейный прирост, мм/год
S. fuscum	На кочках	36	22	4
S. fuscum+S. rubellum	» »	32	19	5
S. balticum+S. rubellum	В межкочье	20	5	5
S. rubellum	На кочках	28	19	5.5
S. balticum+S. rubellum	» »	20	12	6
S. balticum	В межкочье	14	4	7
S. balticum+S. magellanicum	» »	15	8	7
S. rubellum+S. magellanicum	На кочках	25	15	8
S. nemoreum	На краю болота, на кочках	35	17	8
S. balticum	На кочках	20	10	9
S. balticum+S. magellanicum	» »	20	12	10
S. magellanicum	» »	29	16	10
S. rubellum	В мочажинах	4	2	13
S. magellanicum	» »	9	5	18
S. angustifolium	На краю болота	27	9	22
S. balticum	В мочажинах	6	0	24
S. cuspidatum	В озерках	0	0	136

* Определено по отношению к самой низкой точке микрорельефа, на линии колышков.

тельную связь (r=—0.64). Взаимосвязь между линейным приростом и относительной высотой элементов микрорельефа еще слабее (r=—0.55). Значит изменчивость прироста одних и тех же видов сфагнума, образующих разные сообщества, в данном экотопе (кочки, межкочье, мочажина) обусловливаются взаимным влиянием роста одного вида на другой.

Так, например, сообщество S. rubellum имеет на кочках линейный прирост 5.5, S. balticum — 9 мм/год (табл. 2). Величина прироста сообществ S. balticum+S. rubellum ближе к приросту S. rubellum, чем к S. balticum, несмотря на то что двувидовые сообщества произрастают в среднем на одинаковой высоте от уровня болотных вод с сообществом S. balticum. Следовательно, *S. rubellum* влияет на рост *S. balticum*. Между *S. rubellum* и *S. magellanicum* имеет место также их взаимовлияние, прирост этих видов в смешанных сообществах — промежуточный между величинами прироста чистых сообществ обоих видов. Между *S. balticum* и *S. magellanicum* на кочках нет взаимовлияния, потому что приросты в чистых сообществах этих видов являются практически одинаковыми. Между *S. fuscum* и *S. rubellum* можно обнаружить очень небольшое взаимное влияние на их линейный прирост.

Среднегодичный линейный прирост сфагнового покрова находится в пределах 5—9 мм. Количество осадков и средняя температура как за весь вегетационный период, так и по сезонам не оказывают заметного воздействия на рост сфагновых сообществ, кроме весеннего прироста, на который влияет количество осадков зимнего периода (с ноября предыдущего года по апрель текущего года) (табл. 1).

Продуктивность сфагновых сообществ

Из табл. 1 видно, что продуктивность сфагновых сообществ S. balticum и S. balticum+S. magellanicum в межкочье в разные годы колеблется в пределах 0.4—0.7, у S. balticum в мочажинах — до 7.6 г/дм^2 в год.

По сравнению с линейным приростом амплитуда колебаний продуктивности сообществ в 2 раза меньше. Следовательно, своей способностью быстро реагировать изменением плотности на изменение условий обитания сфагнум уравнивает большие различия в линейном приросте.

На основе степени изменения продуктивности сообществ можно выделить тоже 4 группы сообществ, как и на основе линейного прироста.

Как видно из табл. 3, ряды сообществ, построенные на основе увеличения средних величин их продуктивности и по увеличению их линейного прироста, не совпадают (табл. 2).

ТАБЛИЦА 3

Средняя продуктивность сфагновых сообществ на западном массиве болотной системы Нигула (1974—1977 г.)

Сообщество	Микрорельеф	Высота уровня болотных вод, 15—17 VII 1977, см	Продуктивность г/дм² в год
S. balticum	В межкочье	14	0.55
S. balticum	На кочках	20	0.7
S. balticum+S. rubellum	В межкочье	20	0.8
S. cuspidatum	В озерках	0	0.8
S. fuscum	На кочках	36	0.8
S. balticum+S. magellanicum	» »	20	1.0
S. balticum+S. magellanicum	В межкочье	15	1.1
S. balticum+S. rubellum	На кочках	20	1.1
S. magellanicum	» »	29	1.1
S. fuscum+S. rubellum	» »	32	1.2
S. rubellum	» »	28	1.3
S. rubellum+S. magellanicum	» »	25	1.4
S. nemoreum	На краю болота, на кочках	35	1.6
S. angustifolium	На краю болота	27	1.7
S. rubellum	В мочажинах	4	2.5
S. magellanicum	» »	9	2.5
S. balticum	» »	6	5.0

Самые маленькие средние величины продуктивности имеют сообщества S. balticum в межкочье и на кочках, а самые высокие характерны для всех мочажинных сообществ. Зависимость между линейным приростом и продуктивностью слабоположительная (r=+0.46).

Величина коэффициента корреляции между продуктивностью сфагнового сообщества и уровнем болотных вод свидетельствует о небольшой отрицательной взаимосвязи (r=—0.65) между этими показателями. С известной вероятностью различия в продуктивности между сообществами можно объяснить влиянием одного вида на другой. Например, можно сказать, что *S. rubellum* влияет на продуктивность *S. fuscum* и *S. balticum* (на кочках). Между *S. rubellum* и *S. magellanicum* имеет место взаимное влияние, в результате чего продуктивность обоих видов становится более высокой, чем в чистых сообществах. *S. magellanicum* влияет на рост *S. balticum* и на кочках, и в межкочье, т. е. на этих частях микрорельефа *S. balticum* находится в угнетенном состоянии, выступая неконкурентноспособным видом. Только в мочажинах он находит оптимальные условия произрастания, где может выдерживать конкуренцию *S. rubellum* и *S. magellanicum* и даже вытеснять их.

Различия, которые наблюдаются в распределении сообществ по увеличению средних величин их линейного прироста (табл. 2) и по увеличению их продуктивности (табл. 3), можно объяснить неодинаковым весом единицы длины стеблей на единицу площади в разных сообществах. У сообществ с меньшей величиной линейного прироста часто больший вес

ТАБЛИЦА 4

Средние линейные приросты и продуктивность сфагновых сообществ на разных элементах микрорельефа западного массива болотной системы Нигула

Микрорельеф	Линейный прирост, мм/год	Продуктивность, г/дм² в год
Кочки	5.9	1.2
Межкочье	6.5	0.7
Мочажины	24.0	5.0
Озерки	136.0	0.8

стеблей. Но данная зависимость является слабой (r = —0.30 при исключении мочажинных сообществ), что, вероятно, связано с неодинаковой способностью разных видов реагировать на изменение условий среды. Л. Я. Смоляницкий (1976, 1977) показал, что в условиях уменьшения степени увлажненности сфагнум компенсирует свой меньший прирост повышением густоты, т. е. увеличением количества ветвей на единицу длины стебля. Вероятно, такая компенсационная возможность у разных видов является неодинаковой.

На исследованном нами болоте преобладающим видом сфагнума является *S. rubellum*, сообщества которого занимают примерно 30% от общей площади, занятой всеми сфагновыми сообществами. Этот вид оказывает отрицательное влияние на линейный прирост всех видов сфагнума, кроме *S. fuscum* и *S. cuspidatum* (с последним он не образует сообществ), но, как показывают данные по продуктивности сообществ, все виды, находящиеся под его влиянием, компенсируют торможение линейного прироста повышением продуктивности, таким образом нейтрализуя воздействие *S. rubellum*. Лучше всего последний вид растет на кочках, о чем свидетельствует величина его покрытия — он занимает почти половину площади всех кочек. В более увлажненных местообитаниях этот вид растет не столь хорошо. *S. fuscum*, рост которого слабо зависит от условий местообитания, именно из-за этой автономности выдерживает влияние *S. rubellum*.

Самую высокую продуктивность сфагновые сообщества имеют в мочажинах, самую низкую — в межкочьях и озерках, в которых растет *S. cuspidatum* (главным образом по их краям) (табл. 4). На кочках продуктивность почти вдвое больше, чем в межкочьях, но в 4 раза меньше, чем в мочажинах.

Средняя годичная продуктивность сфагновых сообществ за изученные 4 года находилась в пределах 0.9—1.9 г/дм².

Биомасса сфагновых мхов и сфагнового покрова

Длина живой части у некоторых видов сфагнума (*S. fuscum* и растущего в мочажинах *S. rubellum*) была больше осенью, чем весной, но у большинства видов, наоборот, весной больше, чем осенью (табл. 5). Как показывает D. Sobotka (1974), у *S. palustre* в течение одного сезона (весна и осень 1971 г.) длина зеленой части сохранялась почти одинаковой, но в 1972 г. «весенняя» длина превышала «осеннюю» почти в 2 раза.

С июня по август 1975 г. осадков, выпадающих в районе изучаемого нами болота, было очень мало (140.4 мм) и сфагновая дернина в середине лета почти полностью высохла. Может быть, с малым количеством осадков (примерно вдвое меньше среднего) связано и то, что большинство видов сфагнума имело весной более длинную живую часть, а соответственно — и более обильную биомассу, чем осенью. Несмотря на то что мочажины высохли, *S. rubellum* проявил при этом хорошую живучесть; надо отметить, что этот вид может успешно переживать неблагоприятные условия среды в относительно более увлажненных местах (мочажины). Изучение структуры поверхности листьев сфагнума при помощи сканирующего электронного микроскопа (совместно с Ю. Паап) обнаружило, что у *S. fuscum* отверстия пор соседних клеток в большей степени направлены друг на друга, чем у *S. rubellum*. Значит, система водопередачи у первого вида более замкнутая, чем у второго. Этим, по-видимому, объясняется тот факт, что

ТАБЛИЦА 5

Длина живой части, биомасса и продуктивность сфагновых сообществ в 1975 г. (западный массив болотной системы Нигула)

Сообщество	Длина живой части, мм		Биомасса, г/дм^2		Продуктивность, г/дм^2	Соотношение между продуктивностью и осенней биомассой
	весной	осенью	весной	осенью		
S. balticum						
в мочажинах	40	24	6.4	4.5	1.9	0.4
S. fuscum						
на кочках	7	14	1.8	3.2	0.8	0.3
S. magellanicum						
на кочках	78	26	10.1	3.8	0.7	0.5
в мочажинах	65	36	9.8	5.7	1.7	0.3
S. rubellum						
на кочках	33	18	8.1	4.6	0.7	0.2
в мочажинах	19	25	4.0	3.5	0.8	0.2
Среднее (по покрытию)	40	24	5.2	3.5	0.9	0.3

S. fuscum может успешно переживать неблагоприятные условия среды, а *S. rubellum* способен на это только при достаточном количестве влаги.

Самая длинная живая часть стеблей и наиболее высокая биомасса были отмечены у *S. magellanicum* весной — 78 мм и 10.1 г/дм^2 соответственно (табл. 5). Несмотря на разницу в длине живой части, биомасса этого вида почти одинакова в разных местообитаниях, что вслед за Смоляницким (1977) мы можем объяснить разным числом ветвей на единицу стебля.

Надо подчеркнуть, что осенью биомасса изученных видов не так сильно различается, как весной — в 1.8 и 5.6 раза соответственно. Как показал Смоляницкий, в условиях большей влажности (в наших опытах весной) прирост и биомасса выше, чем при недостатке влаги (летом), но высокая влажность воздуха способствует «значительной дифференциации» роста особей (Смоляницкий, 1977 : 1268) и биомассы сообществ.

В среднем весенняя биомасса превышает осеннюю примерно в 1.5 раза — они соответственно равны 5.2 и 3.5 г/дм^2 (табл. 5).

Соотношение между продуктивностью и осенней биомассой колеблется от 0.2 (*S. rubellum* на кочках) до 0.5 (*S. magellanicum* на кочках). Виды, приуроченные к мочажинам и кочкам, в среднем имеют одинаковую величину этого соотношения — 0.3.

Для сравнения приводим результаты, полученные автором в 1972 г. при исследовании верхового болота Эстонии Мянникярве из болотной системы Эндла. Продуктивность сфагнового покрова там была 2.2, биомасса весной — 4.5, осенью — 5.8 г/дм^2; соотношение между продуктивностью и осенней биомассой — 0.4. Количество осадков с мая по октябрь равнялось 441.4 мм, среднемесячная температура — 12.9° C.

Продуктивность и биомасса травяно-кустарничкового яруса

Продуктивность надземного яруса колебалась в зависимости от местообитания от 0.7 до 1.3, подземного — от 0.5 до 1.3 г/дм^2 в год, причем наибольшие показатели имели виды травяно-кустарничкового яруса на кочках (табл. 6).

Продуктивность растительного покрова верхового болота (без древесного яруса) составляет 3.4, а биомасса — 10.4 г/дм^2 в год, отношение между ними — 0.3.

ТАБЛИЦА 6

Продуктивность и биомасса видов травяно-кустарничкового яруса верхового болота Куресоо западно-эстонского типа (по данным Р. Тинта)[4]

Место произрастания	Продуктивность (П), г/дм² в год			Биомасса (Б), г/дм²			П : Б
	надземная	подземная	суммарная	надземная	подземная	суммарная	
В мочажинах	0.7	0.5	1.2	1.5	1.3	2.8	0.4
По бокам кочек	1.2	1.2	2.4	3.0	3.0	6.0	0.4
На кочках	1.3	1.3	2.6	3.5	3.5	7.0	0.4

Подземная продуктивность данного яруса вычислена по отношению

$$\frac{\text{Максимальная надземная продуктивность}}{\text{Средняя надземная биомасса}} = \frac{\text{Максимальная надземная продуктивность}}{\text{Средняя подземная биомасса}}$$

О приросте сфагновых мхов и сфагнового покрова на верховых болотах бореальной зоны

Для выяснения зависимости прироста сфагнума от природных условий мы воспользовались анализом динамики прироста шести видов сфагнума, полученных разными исследователями. Как видно из табл. 7, большинство данных получено на верховых болотах европейской части бореальной зоны, очень мало данных имеется о сибирских и североамериканских болотах этого типа. Большинство авторов линейный прирост измеряли по росянке, некоторые — по колышкам (Clymo, 1970; Clymo, Reddaway, 1974; Sonesson, 1972; Pedersen, 1975; собств. данные). Как было показано нами ранее, первый метод по сравнению с колышками дает уменьшенные величины прироста (Иламетс, 1976). По уменьшению величины линейного прироста сфагновые мхи можно представить в виде следующего ряда: *S. cuspidatum* > *S. magellanicum* ≈ *S. angustifolium* > *S. balticum* > *S. rubellum* > *S. fuscum*. Этот ряд свидетельствует, что мочажинные виды сфагнума имеют прирост выше, чем кочковые. По уменьшению величины продуктивности получается ряд: *S. rubellum* > *S. magellanicum* > *S. balticum* > *S. fuscum* > *S. angustifolium* > *S. cuspidatum*.

Можно, сказать, что, несмотря на больший линейный прирост мочажинных видов перед кочковыми, последние продуцируют больше органического вещества, чем мочажинные виды. Самым поразительным оказалось то, что у *S. rubellum* линейный прирост — наименьший из всех сравниваемых видов, а продуктивность самая высокая.

Другой кочковый вид — *S. fuscum* — не дает такой высокой продуктивности. По-видимому, *S. rubellum* имеет бо́льшую приспособленность, чем *S. fuscum*, к условиям бедного питания на верховых болотах. Но для доказательства этого пока слишком мало данных как о линейном приросте, так и по продуктивности сфагновых мхов. Относительно динамики линейного прироста и продуктивности сфагновых мхов в бореальной зоне тоже ничего конкретного мы пока сказать не можем. Кажется, что эти величины и у отдельных видов, и у сфагнового покрова в целом различны для разных болот, а не связаны с климатическими условиями. Только в тундровой зоне изученные величины оказались меньшими, чем в остальных рассмотренных географических пунктах. Интересно, что в Западной Сибири, где болота занимают бо́льшую часть площади, продуктивность сфагновых мхов не больше, а даже меньше, чем на верховых болотах европейской части бореальной зоны.

---

[4] Устное сообщение.

ТАБЛИ

Линейный прирост (мм/год) и продуктивность (г/дм^2 в год) видов сфаг

Местонахождение	*S. angustifolium*		*S. balticum*		*S. cuspidatum*	
	Л	П	Л	П	Л	П
Лесотундра						
Швеция, Абиско						
(Sonesson, 1972)	—	—	5—9	1.1—2.3	—	—
(Rosswall et al., 1975)	—	—	—	0.38	—	—
Кольский п-ов (Бегак, 1927)	—	—	—	—	—	—
Северная тайга						
Архангельская обл. (Кац и др., 1936)	27	—	29—48	—	37—45	—
Средняя тайга						
Коми АССР (Илометс, 1976)	—	—	—	—	—	—
Карелия (Галкина, 1973; Кузнецов, Малышева, 1974; Елина, Кузнецов, 1977)	5—10	—	5—6	—	—	—
Южная Финляндия (Pakarinen, 1978)	—	—	19—51	2.1—4.1	—	—
Южная Норвегия (Pedersen, 1975)	—	—	—	—	119	2.6
Южная тайга						
Вологодская обл. (Пьявченко, Сибирева, 1962)	—	—	—	—	—	—
Смешанные леса						
Западная Эстония (Илометс, наст. раб.)	19—29	1.1—1.4	9—33	1.9—4.8	123—150	0.7—0.9
Восточная Эстония	—	—	33	4.0	120	0.7
Псковская обл. (Бегак, 1927)	—	—	—	—	—	—
Калининская обл. (Бегак, 1927; Гребенщикова, 1933)	— 29	— —	— 35	— —	320 110	— —
Сухинический р-н (Кац и др., 1936)	24	—	21	—	42	—
Московская обл. (Гребенщикова, 1933)	27	—	—	—	—	—
Калужкая обл. (Гребенщикова, 1933)	40	—	24	—	160	—
Ярославская обл. (Кудряшов, 1929)	—	3.9	—	—	—	—
Владимирская обл. (Бегак, 1927, 1928)	—	—	—	—	—	—
Горьковская обл. (Бегак, 1927)	—	—	—	—	—	—
Западно-Сибирская таежная область						
Свердловская обл. (Шадрина, 1968)	26—46	0.9—1.4	—	—	—	—
Томская обл. (Валуцкий, Храмов, 1976; Храмов, Валуцкий, 1977)	—	—	—	—	—	—
Летнезеленые лиственные леса умеренной зоны						
ФРГ. Киль (Overbeck, Happach, 1957)	—	—	—	—	—	—
Англия (Clymo, 1970; Clymo, Reddaway, 1974)	—	—	—	—	—	—
Среднее	25	2.2	22	2.4	106	1.4
Среднее по параллельным данным линейного прироста и продуктивности	30	1.2	21	2.7	131	1.4

Примечание. Л — линейный прирост, П — продуктивность, К — по колышкам, Д — по ро нума и сфагнового покрова верховых болот бореальной зоны

S. fuscum		S. magellanicum		S. rubellum		Сфагновый покров, г/дм² в год	Метод измерения
Л	П	Л	П	Л	П		
1—2	0.3—0.6	—	—	—	—	0.6	К
—	0.09	—	—	—	—	0.47	
8	—	—	—	—	—	—	Д
12—16	—	—	—	17—34	—	2.56—6.59	Д
25—42	3.8—5.3	63	5.0	—	—	3.3	К
4—6	—	6—12	—	—	—	2.56	Д, Пв
4—21	0.7—3.3	—	—	—	—	—	С
—	—	9—10	0.7	—	—	—	К
—	—	—	—	—	—	1.66	—
4	0.8	12—29	1.5—4.1	3—11	0.7—2.4	0.9—1.4	К, О
10—11	2.2—2.4	15	1.5	9—11	2.0—2.4	1.4—1.7	К, О
14	—	—	—	—	—	—	Д
29	—	—	—	—	—	0.93—2.17	Д
14	—	—	—	—	—	—	З
5	—	—	—	12	—	—	Д
12	—	—	—	—	—	—	З
8	—	—	—	29	—	—	З
—	—	—	—	—	—	3.3—3.9	Д
10—29	—	—	—	—	—	—	Д
4—11	—	—	—	—	—	—	Д
—	—	—	—	—	—	1.14—1.30	З
7—9	0.7—0.9	25—42	0.6—0.8	—	—	1.07	З
30	4.2—8.0	35—51	2.5—3.5	33	2.1—2.6	—	Д
—	—	—	—	18—30	2.6—4.4	3.0—4.0	К
12	2.3	27	3.0	19	3.9	2.2	
18	2.7	31	3.0	14	3.9	1.9	

сянке, Пв — по перевязке, З — по зеленой части, С — по стеблям, О — по окрашиванию.

Средняя продуктивность сфагнового покрова верховых болот на основе установленных нами литературных данных равна 2.2 г/дм^2 в год ($\sigma = 1.1$ г/дм^2), т. е. 1—3 т/га.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. В западной части болота Нигула (юго-западная Эстония) самое распространенное сообщество на кочках S. rubellum (30%), остальные сообщества сфагнума встречаются реже (по 5 или 10% каждое). Различными видами сфагнума покрыто примерно 80% общей площади болота.

2. Продуктивность сфагновых сообществ в целом в 1974 г. была 1.4, в 1975 — 0.7, в 1976 — 1.9, в 1977 — 1.4 г/дм^2. Продуктивность сфагнового покрова колебалась в пределах 0.7—1.7 г/дм^2 в год.

3. Между линейным приростом (а также продуктивностью) и высотой уровня болотных вод установлена слабая отрицательная корреляция.

4. Продуктивность растительного покрова болота (без древесного яруса) составляет в среднем 3.4 г/дм^2 в год, а биомасса (осенняя) — 10.4 г/дм^2.

5. Средняя продуктивность сфагнового покрова верховых болот на основе литературных данных равна 1—3 т/га в год.

ЛИТЕРАТУРА

Бегак Д. А. (1927). О приросте торфяников. Торфяное дело, 11. — Бегак Д. А. (1928). Прирост торфяника «Галицкий мох». Тр. Н.-и. торф. инст., 1. — Валуцкий В. И., Храмов А. А. (1976). Структура и первичная продуктивность рямов юго-восточного Васюганья. В кн.: Теория и практика лесного болотоведения и гидролесомелиорации. Красноярск, Наука. — Галкина Е. А. (1973). Годичный прирост сфагнумов-эдификаторов на болотах Карелии. В кн.: Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск. — Гребенщикова А. А. (1933). Экологические факторы и рост сфагновых мхов. Тр. Всес. инст. торфа, III. — Елина Г. А., Кузнецов О. Л. (1977). Биологическая продуктивность болот Южной Карелии. В кн.: Стацион. иссл. болот и забол. лесов в связи с мелиор. Петрозаводск. — Илометс М. А. (1976). Продуктивность сфагнового покрова на примере Гусиного болота. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 13. Сыктывкар. — Кац Н. Я., Кириллович М. П., Лебедева Н. В. (1936). Движение поверхности сфагновых болот и формирование их микрорельефа. Землеведение, 38, 1. — Кудряшов В. В. (1929). Торфяник как растущее тело (статья 2-я). Живой торфогенный слой. Вестн. торфян. дела, 2. — Кузнецов О. Л., Малышева С. А. (1974). О приросте сфагновых мхов. Научн. конф. биологов Карелии. Петрозаводск. — Малышева Т. В. (1970). К методике разграничения живых и отмерших частей у мхов при учете их фитомассы. Бот. ж., 55, 5. — Пьявченко Н. И., Сибирева З. А. (1962). Некоторые результаты стационарного изучения взаимовлияний леса и болота в подзоне средней тайги. Тр. Инст. леса и древесины СО АН СССР, 53. — Савич Л. И., Смирнова З. Н. (1968). Определитель сфагновых мхов. Л., Наука. — Смоляницкий Л. Я. (1976). Критические точки существования сфагновых фитоценозов при осушении верховых болот. В кн.: Научн. тр. Лен. НИИ лесн. хоз., 24. — Смоляницкий Л. Я. (1977). Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов. Бот. ж., 62, 9. — Солоневич Н. Г. (1966). К биологии сфагновых мхов. Бот. ж., 51, 9. — Храмов А. А., Валуцкий В. И. (1977). Лесные и болотные фитоценозы восточного Васюганья (структура и биологическая продуктивность). Новосибирск, Наука. — Шадрина Н. И. (1968). Продуктивность надземной биомассы болотных лесов Тавдинского Зауралья. Лесоведение, 4. — Clymo R. S. (1970). The growth of *Sphagnum*: methods of measurement. J. Ecol., 58, 1. — Clymo R. S., Reddaway E. J. F. (1974). Growth rate of *Sphagnum rubellum* Wils. on Pennine blanket bog. J. Ecol., 62, 1. — Ilomets M. (1974). Some results of measuring the growth of sphagnum. Estonian Contrib. IBP, 7. — Kukk A., Masing V. (1964). Nigula raba. Tallinn. ERK. — Masing V., Trass H. (1955). Juhend soode geobotaaniliseks uurimiseks. Abiks Loodusevaatlejaile, 23. — Overbeck F., Happach H. (1957). Über das Wachstum und den Wasserhaushalt einiger Hochmoorsphagnen. Flora, 144, 3. — Pakarinen P. (1978). Production and nutrient ecology of three *Sphagnum* species in southern Finnish raised bogs. Ann. Bot. Fenn., 15, 1. — Pedersen A. (1975). Growth measurement of five *Sphagnum* species in South Norway. Norw. J. Bot., 22, 4. — Rosswall T., Flower-Ellis J. G. K., Johansson L. G., Johansson S., Ryden B. E., Sonesson M. (1975). Stordalen (Abisko), Sweden. Ecol. Bul. (Stockholm), 20. — Sobotka D. (1974). Investigations on the growth and dying-back dynamics of *Sphagnum palustre* L. populations. Acta Soc. Bot. Polon., 43, 2. — Sonesson M. (1972). Studies in the production and turnover of bryophytes at Stordalen 1972. Techn. Report, 14.

Институт геологии АН ЭССР,
Таллин.

Получено 22 IX 1978.

УДК 582.29 : 581.42 (571)

Т. В. Макрый

К СИСТЕМАТИКЕ И ГЕОГРАФИИ ЛИШАЙНИКОВ *CETRARIA KOMAROVII* И *C. PERSTRAMINEA* (*PARMELIACEAE*)

T. V. MAKRYI. ON THE SYSTEMATIC POSITION AND DISTRIBUTION OF THE LICHENS *CETRARIA KOMAROVII* AND *C. PERSTRAMINEA* (*PARMELIACEAE*)

На основании изучения гербарного материала, а также сопоставления диагнозов *Cetraria komarovii* и *C. perstraminea* сделан вывод, что последняя не имеет видовой самостоятельности и должна рассматриваться как более поздний синоним *C. komarovii*. Приведены уточненный диагноз этого вида, его экология и распространение.

Cetraria komarovii Elenk. была описана А. А. Еленкиным в 1903 г. по образцам, собранным им в 1902 г. в Восточном Саяне — на хребтах Тункинском (голец Хойтогол) и Пограничном (перевал Нарин-Хорё; у Еленкина он приведен под названием «Гарганский перевал»).

Несколько лет спустя A. Zahlbruckner (1909) описал *Cetraria perstraminea* Zahlbr. по сборсм П. С. Михно из Забайкалья.

При сравнении описаний этих двух видов выявляется их большое сходство и напрашивается предположение, что это один и тот же вид. Впервые это отмечено К. А. Рассадиной еще в 1950 г. Однако позже в «Определителе лишайников СССР» Рассадина (1971) указывает только на отличия *Cetraria perstraminea* от *C. komarovii*, которые заключаются, исходя из диагнозов, в наличии у первой псевдоцифелл на нижней поверхности, в более темной (темно-бурой) окраске этой поверхности и отсутствии апотециев. И хотя ювенильная стадия апотециев у *C. perstraminea* была описана A. Zahlbruckner (1909), однако в диагнозах этого вида, приводимых М. П. Томиным (1937) и К. А. Рассадиной (1971), сказано: «апотеции неизвестны».

К. А. Рассадина (1971) отмечает, что указанные виды различаются также по реакции с иодом (I), от которого сердцевина у *C. komarovii* окрашивается в фиолетовый цвет, а у *C. perstraminea* не изменяется. Согласно данным Рассадиной, другие реакции у обоих видов отрицательные. Между тем в диагнозе *C. perstraminea*, приведенном A. Zahlbruckner (1909 : 88—89), указано, что при действии К и КС верхняя кора желтеет, а сердцевина становится бледно-желтоватой.

Мы внимательно просмотрели весь материал, относящийся к *C. komarovii*, и в первую очередь типовой, который хранится в лихенологическом гербарии отдела низших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). (Сборов, определенных как *C. perstraminea*, в гербарии нет). Кроме того, были проверены образцы, собранные В. М. Бурковой на Верхне-Ангарском хребте, и наши сборы с Байкальского хребта, хранящиеся в гербарии им. М. Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (ЦСБС). Всего исследовано 20 образцов.

Изучение гербарного материала показало, что абсолютно у всех экземпляров на нижней поверхности имеются псевдоцифеллы округлой или продолговатой формы от 0.1 до 0.5 мм в диам. Окраска нижней поверхности варьирует от светло-палевой и даже беловатой до темно-бурой (по краям обычно темнее). Кстати, в русском тексте описания *C. komarovii* Еленкин (1903 : 4) отмечает, что нижняя поверхность слоевища «белая или немного коричневатая», а в латинском диагнозе пишет однозначно «subtus albo». Что касается апотециев, то они у разных образцов развиты неодинаково. У одних представлены лишь ювенильной стадией и присутствуют во множестве, образуя непрерывную курчавую кайму по краям лопастей, у других — в меньшем количестве, но крупные, с развитыми спорами.

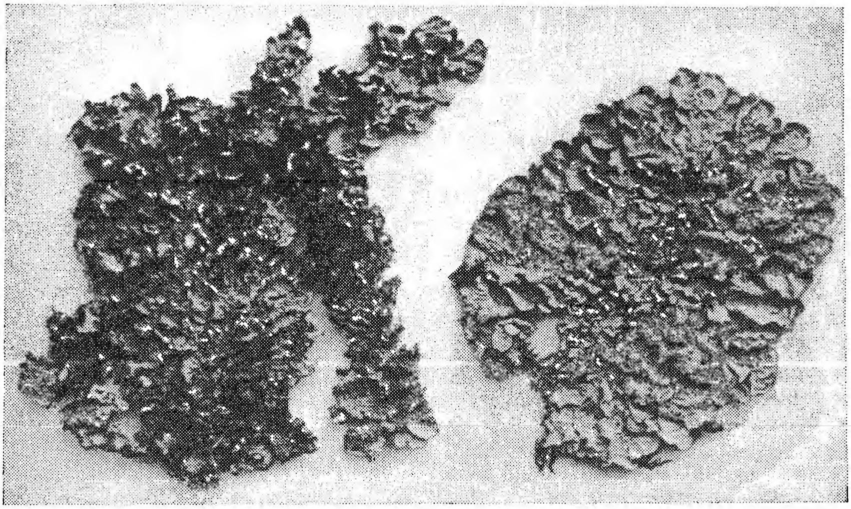


Рис. 1. *Cetraria komarovii* Elenk.

У всех проверенных образцов сердцевина при действии на нее иодом не окрашивалась в фиолетовый цвет. Однако все образцы дали положительную реакцию с К и КС, под действием которых верхняя кора желтела.

В дополнение к вышесказанному следует отметить, что все гербарные образцы, собранные до 1952 г. и хранящиеся в БИНе, а также образец В. М. Бурковой, датированный 1963 г., имеют ярко-желтую окраску верхней поверхности. У лишайников, собранных нами в 1978 г. на Байкальском хребте, верхняя поверхность желто-зеленая или зеленовато-желтая, иногда с сероватым оттенком. По-видимому, давно собранные образцы приобрели ярко-желтую окраску в результате длительного хранения в гербарии. Различия в окраске могут быть связаны также с особенностями экологических условий.

Таким образом, все экземпляры, определенные как *C. komarovii*, в том числе и типовые, имеют признаки, характеризующие (согласно диагнозу) в одинаковой мере и *C. perstraminea*. На основании этого мы считаем, что *C. perstraminea* не имеет видовой самостоятельности и должна рассматриваться в качестве более позднего синонима *C. komarovii*.

Приводим уточненный диагноз этого вида.

Cetraria komarovii Elenk. — *C. perstraminea* Zahlbr., syn. nov.

Слоевище розетковидное, 4—15 см в диам., кожистое, 0.2 мм толщ., распростертое, широколопастное, довольно плотно прикрепленное к субстрату. Лопасти широкоокруглые, 0.5—2.5 см шир., с цельными или слабо надрезанно-лопастными приподнимающимися краями. Верхняя поверхность от ярко-желтой, соломенно- или зеленовато-желтой до желто-зеленой с сероватым оттенком, матовая, сильно морщинистая, без соредиев, изидиев и пикнидиев, обычно с апотециями; нижняя — от светлой до темно-бурой, по краям гладкая, блестящая, в центре мелкоморщинистая, с белыми округлыми псевдоцифеллами 0.1—0.5 мм в диам. и довольно многочисленными светло-серыми до темно-бурых простыми, реже разветвленными ризинами. Апотеции развиваются на заворачивающейся нижней поверхности слоевища по самому его краю; в недоразвитом состоянии (0.5—1.5 мм в диам.) они часто почти сливаются, образуя непрерывную курчавую кайму по краям лопастей, зрелые до 5—6 мм в диам., диск плоский или выпуклый, каштановый, край тонкий кренулированный. Споры по 8 в сумке, бесцветные, одноклеточные 6—8×4—5 мкм. Сердцевина рыхлая; при действии K, KC, C, P, I в окраске не изменяется. Кора от K и KC желтеет, от P, I, C не изменяется (рис. 1).

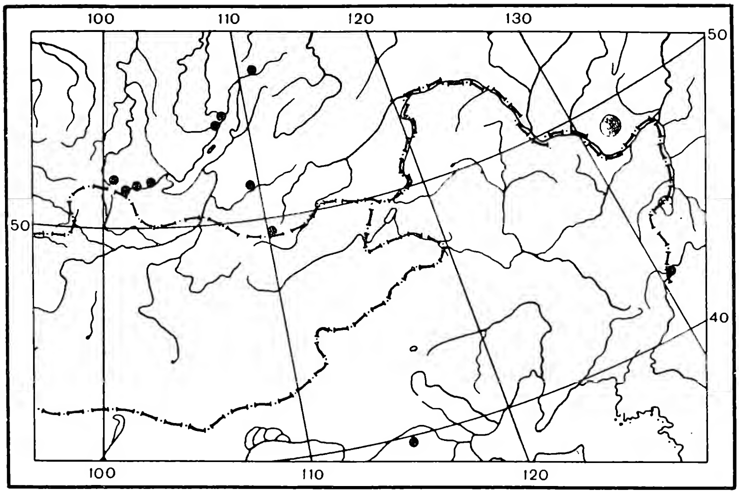


Рис. 2. Распространение *Cetraria komarovii* Elenk.

Растет на стволах деревьев, на поверхности камней, замшелых скалах и почве в лесном поясе и в высокогорьях. Предпочитает хорошо увлажняемые и прогреваемые местообитания в долинах горных рек и ручьев с более мягким микроклиматом. Встречается довольно редко.

За исключением одного образца весь просмотренный материал составляют коллекции из южных районов Восточной Сибири. Восточнй Саян: Тункинский хребет (голец Хойтогол, 1902, А. Еленкин; окрестности курорта Аршан, 1936; 1952, В. Смирнов), Тункинская долина (окрестности курорта Нилова пустынь, 1902, А. Еленкин), хребет Пограничный (перевал Нарин-Хорё, 1902, А. Еленкин); Становое нагорье: Верхне-Ангарский хребет (окр. сел. Уоян по р. Анамакит, 1963, В. Буркова), Байкальский хребет (район мысов Шартлай и Покойники, 1978, Т. Макрый); Южное Забайкалье: Малханский хребет (верховья р. Чикай в окрестностях сел. Ямаровка, 1911, П. Михно), район гольца Сохондо (по р. Букукун в окрестностях сел. Усть-Букукун, 1913, П. Михно). Приводится для южной части Приморского края (заповедник «Кедровая падь») (Гурулева, Княжева, 1972; Княжева, 1973). За рубежом известна из Китая — хребет Сяоу-Тай-Шань (образец, собранный Г. Смитом в 1921 г., хранится в Гербарии БИНа). Ареал вида показан на рис. 2.

А. А. Еленкин ставил *Cetraria komarovii* в близкое родство с *C. chrysantha* Tuck. (*C. septentrionalis* (Nil.) Almqu.) и с *C. lacunosa* Ach., причем образец *C. chrysantha*, взятый для сравнения, был в то время ошибочно определен как *C. lacunosa*.

По современным представлениям, виды *Cetraria chrysantha* и *C. lacunosa* относятся к разным родам (Culberson W., Culberson C., 1965, 1968) и называются соответственно *Asahinea chrysantha* (Tuck.) W. Culb. et C. Culb. и *Platismatia lacunosa* (Ach.) C. Culb. et W. Culb. Уже поэтому они не могут рассматриваться как родственные *Cetraria komarovii*.

На наш взгляд, *C. komarovii* наиболее близка с *C. wallichiana* Müll. Arg. и с *C. pseudocomplicata* Asah. С этими видами она имеет много общего в строении слоевища, характере верхней и нижней поверхностей, строении и расположении псевдоцифелл, апотециев, ризин, а также сходный ареал. Все три вида распространены только в Восточной Азии.

ЛИТЕРАТУРА

Гурулева Н. И., Л. А. Княжева. (1972). Лишайники заповедника «Кедровая падь». В кн.: Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток, Изд. ДВНЦ. — Еленкин А. А. (1903). О замещающих видах. Изв. имп.

СПБ. бот. сада, 3, 1—2. — Княжева Л. А (1973). Лишайники юга Приморского края. Канд. дис., Владивосток. — Рассадина К. А. (1950). Цетрария (*Cetraria*) СССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, 5. — Рассадина К. А. (1971). Сем. *Parmeliaceae*. В кн.: Определитель лишайников СССР, 1, Л. — Томин М. П. (1937). Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. Минск. Изд. АН БССР. — (Цальбрукнер А.) Zahlbruckner A. (1909). Transbaikalische Lichenen. Тр. Троицкосавск-Кяхтинского отд. Приамурск. отдел. импер. Русск. геогр. общ., 12, 1—2. — Culberson W. L., Culberson Ch. F. (1965). *Asahinea*, a new genus in the *Parmeliaceae*. Brittonia, 17. — Culberson W. L., Culberson Ch. F. (1968). The lichen genera *Cetrelia* and *Platismatia* (*Parmeliaceae*). Bul. Un. St. Nat. mus., 34, 7.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 27 XII 1979.

УДК 019.941: 002.01: 582

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

С. С. Иконников. Определитель высших растений Бадахшана. 1979. Л., Наука, 400 с. Т. 1300. Ц. 4 р. 20 к.

O. E. AGAKHANYANTZ. *S.S. IKONNIKOV.* A KEY FOR THE IDENTIFICATION OF THE HIGHER PLANTS OF BADAKHSHAN

Очень медленно издающаяся «Флора Таджикской ССР», несмотря на высокое качество обработки материала, нескоро сможет удовлетворить специалистов. За 22 года вышло всего 5 томов, и при выходе в том же темпе оставшихся шести первые тома рискуют устареть. Поэтому следует всячески приветствовать публикацию региональных определителей растений. При условии полноты обработанного материала они на какое-то время могут компенсировать отсутствие многотомных «Флор» и служить основой для флористического анализа территорий.

Рецензируемый определитель ожидался давно. Разрыв в хо́де инвентаризации флоры Памира (Восточный Памир) и Бадахшана (Западный Памир в границах СССР) оказался значительно больше временно́го интервала, прошедшего с даты выхода в свет «Определителя растений Памира» (Иконников, 1963). Западный Памир с его контрастами высот, а часто и недоступностью обширных районов значительно труднее покрыть сетью маршрутов, чем нагорье Восточного Памира. Выполнить инвентаризацию западнопамирской флоры мог лишь хороший полевик и отличный систематик. Приятно отметить, что у С. С. Иконникова счастливо сочетались оба эти качества. О трудоемкости же взятой им на себя задачи в полной мере могут судить лишь те, кто сам работал в сложных условиях Западного Памира.

«Определитель» 1979 г. включает 1567 видов высших растений, объединенных в 541 род и 108 семейств. Эти виды зафиксированы составителем на территории между водоразделом Дарвазского хребта и Ваханом, между меридиональным отрезком Пянджа и западной границей Памирского нагорья. В конце книги приведено дополнение из 29 видов, учтенных после верстки издания. Определительным таблицам предпосланы сведения об истории исследования флоры и растительности Западного Памира, о флорогенезе и флороценогенезе, оцениваются географические связи флоры, на основании которых строится схема ботанического районирования Бадахшана. Приведена также очень краткая хозяйственная характеристика растений территории. Книгу завершают список литературы и указатель латинских названий растений.

В самих определительных таблицах мы находим сведения о морфологических особенностях растений, латинское и русское названия, латинские синонимы (как редактор, так и составитель — знатоки литературы по номенклатурным изменениям), сведения по фенологии, географическому положению в Бадахшане, информацию о характере местообитаний, частоте встречаемости и т. п. Особо отмечены эндемики.

По-видимому, «Определителю» суждена долгая деловая жизнь. Его появление заполнило существенный пробел в литературе, подводящей итог инвентаризации региональных флор. Но именно потому, что «Определителем» будут пользоваться долго, необходимо отметить и его недостатки.

Вероятно, издание готовилось к печати в спешке. Иначе трудно объяснить публикацию в конце книги дополнения, которое свело на нет всю статистику, помещенную в очень важных табл. 2 и 3: все данные, особенно итоговые, в этих таблицах, если учесть дополнение, изменились. Но дополнение, к сожалению, не перекрывает пробелов в перечне видов, включенных в «Определитель». Эти пробелы, учитывая высокую квалификацию составителя, тоже следует, видимо, объяснить спешкой. Если бы составитель внимательно просмотрел гербарий Памирского биологического института АН Таджикской ССР и коллекции дикорастущих видов в Памирском ботаническом саду им. А. В. Гурского (а для этого нужно время), то в «Определитель» были бы включены *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (окрестности Памирского ботанического сада), *Polygonatum roseum* (Ledeb.) Kunth (Поймазар), *Sorbus tianschanica* Rupr. (Горан), *Viola turkestanica* Regel et Schmalh. (Бижун-дара), *Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky (Шугнан, Горан, Вахан), *Hyoscyamus niger* L. (Кохиляль) и др. О нахождении некоторых из этих видов на Западном Памире имеются публикации (см. ниже). Но и этим пробелы далеко не исчерпываются.

По материалам того же гербария, а также «Флоры СССР» (тт. 12—17, 18, 19, 22, 23, 25—27, 29), «Флоры Таджикской ССР» (тт. 1—5), «Определителя растений Средней Азии» (тт. 1—4), по данным сводки Н. Н. Цвелева (1976), а также ряда статей (Paulsen, 1906, 1920; Коннов, 1971; Абрамов, 1972, 1976; Дарвазиев, 1973) в «Определитель» не включено еще не менее 75 видов, встречающихся в принятых составителем территориальных границах. Пропущены *Juniperus turkestanica* Kom., *Ephedra aitchisonii* (Stapf) V. Nikit., *Festuca alatavica* (St.-Yves) Roshev., *Lolium rigidum* Gaud., *Stipa sareptana* A. Beck., *Carex pycnostachya* Kar. et Kir., *Allium platyspathum* Schrenk, *A. stipitatum* Regel, *Neottia camtschatea* (L.) Reichenb., *Salsola carinatiformis* Kinz., *Salicornia europaea* L., *Silene baranovii* Ovcz. et Z. Kurb., *Anemone protracta* (Ulbr.) Juz., *Aquilegia vicaria* Nevski, *Ranunculus alberti* Regel et Schmalh., *R. laetus* Wall., *R. transalaicus* Tzvel., *Thalictrum foetidum* L., *Adonis turkestanicus* (Korsh.) Adolf, *Consolida leptocarpa* Nevski, *Glaucium fimbrilligerum* Boiss., *G. squamigerum* Kar. et Kir., *Corydalis adunca* Maxim., *C. nevski* M. Pop., *Braya pamirica* (Korsh.) O. Fedtsch., *Erysimum alaicum* Novopokr. et E. Nikit., *Brassica juncea* (L.) Czern., *Goldbachia pendula* Botsch., *Lepidium cordatum* Willd., *Prionotrichon pseudoparrya* Botsch. et Vved., *Dilophia salsa* Thoms., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC., *Orostachys thyrsiflora* Fisch., *Pseudosedum longidentatum* Boriss., *Rosularia alpestris* (Kar. et Kir.) Boriss., *Ribes heterotrichum* C. A. Mey., *Crataegus pontica* C. Koch, *Potentilla stanjukoviczii* Ovcz. et Koczk., *Astragalus beketovii* Boriss., *A. iskanderi* Lipsky, *A. leiosemius* (Lipsky) M. Pop., *A. quisqualis* Bunge, *A. rytilobus* Bunge, *A. tulinovii* B. Fedtsch., *Lathyrus tuberosus* L., *Oxytropis poncinsii* Franch., *O. tianschanica* Bunge, *Trifolium karatavicum* Pavl., *Anthriscus glacialis* Lipsky, *Calystegia sepium* L., *Thelycrania darvasica* Pojark., *Solanum olgae* Pojark., *Lithospermum arvense* L., *Eremostachys lehmanniana* Bunge, *Sideritis montana* L., *Parentucellia flaviflora* (Boiss.) Nevski, *Pedicularis semenovii* Regel, *P. oederi* Vahl, *Verbascum songaricum* Schrenk, *Lonicera bracteolaris* Boiss. et Buhse, *Achillea bucharica* C. Winkl., *Pyrethrum neglectum* Tzvel., *Ajania gracilis* (Hook. f. et Thoms.) Pojark., *Artemisia korovinii* Poljak., *Cousiinia ovczinnikovii* Tschern., *Crepis kotschyana* Boiss., *Cymbolaena longifolia* (Boiss. et Reut.) Smoljian., *Jurinea abramovii* Regel et Herd., *Lagoseris obovata* (Boiss. et Noë) Bornm., *Xanthium strumarium* L., *Jasminum humile* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Elatine hydropiper* L.

Таким образом, в «Определителе» не учтен по меньшей мере 81 вид. Естественно, не вошли они и во флористическую статистику, сведенную в табл. 2 и 3 (с. 18). В эти же таблицы не включены и 29 видов, перечисленных в дополнении (с. 370—371). Следовательно, из статистики выпало как минимум 110 видов, т. е. около 7% учтенной составителем флоры Западного Памира. Ясно, что ни статистику в табл. 2 и 3, ни сделанные из нее выводы нельзя признать убедительными.

О неполноте «Определителя» свидетельствует также ненормальная для Западного Памира бедность набора видов, указанных для каждого флористического района, т. е. для многих видов в «Определителе» указаны далеко не все районы Западного Памира, в которых эти виды встречаются. Следовательно, полученная составителем цифра численности флоры (1567) должна быть отнесена за счет охвата территории, а не за счет тщательной проработки флоры каждого региона. В то же время для районов, по которым отдельно выполнялись гербарные сборы и защищались диссертации, видовая полнота в «Определителе» оказывается наибольшей. Имеются в виду работы по Юго-Западному Памиру (Курбанеков, 1971; Абрамов, 1972), Гарм-Чашме (Султанов, 1975), Язгулёму (Дарвазиев, 1977). Жаль, что подобных готовых фрагментов в распоряжении составителя оказалось мало.

Из табл. 2 следует, что флора Западного Памира включает 1567 видов, относящихся к 108 семействам и 541 роду. Это вместе с культивируемыми, учитывать которые при флористическом анализе нельзя. Поэтому из табл. 2 изымаем 71 культивируемый вид, а также 36 родов и 4 семейства, в которые входят лишь культивируемые виды, и получаем 104 семейства, 505 родов и 1496 видов. Добавим 29 видов, учтенных в дополнении, и 81 вид, пропущенный составителем (хотя в действительности пропущено много больше), и получим численность естественной флоры Западного Памира в первом приближении 1606 видов, относящихся к 521 роду и 106 семействам.

Но культивируемых растений, равно как натурализованных и интродуцированных, в действительности не 71 вид, а больше. В «Определитель» не включены, например, культивируемые на Западном Памире *Cydonia oblonga* Mill., *Cosmos bipinnatus* Cav., *Phaseolus coccineus* L., *Dahlia variabilis* Desf. Следовательно, к этой группе должно быть отнесено по меньшей мере 75 видов. Конечно, растения этой группы вообще не следовало включать в «Определитель», но раз уж составитель пошел на это, логично было бы учесть 140 видов цветочно-декоративных (Остапович, 1972) интродуцентов, испытанных в западных районах Горно-Бадахшанской автономной области, а также 132 вида древесных и кустарниковых интродуцентов (Юсуфбеков и др., 1972). В этом случае число пропущенных в «Определителе» таксонов возросло бы многократно.

С учетом сделанных выше дополнений при анализе материалов во всех доступных гербариях, а главное — при более внимательном изучении растительного покрова на месте, особенно в верхних поясах, могла бы быть зарегистрирована численность естественной флоры Западного Памира не менее, чем в 2000 видов. Если бы «Определитель» включал хотя бы такое число видов, нареканий в неполноте и небрежности было бы меньше.

Помимо неполноты, имеются и другие недостатки. Не указано общее (или хотя бы в пределах Таджикистана или Горно-Бадахшанской автономной области) распространение видов, что затрудняет анализ материала. Нет указателя русских и местных названий растений. Не во всех случаях, когда названия растений приведены к последнему источнику, указываются их основные синонимы: *Psylonema dasycarpa* (Steph.) C. A. Mey. (син. *Alyssum dasycarpum*, с. 190), *Physalidium graellsiaefolium* Lipsky (син. *Graellsia graellsiaefolium*, с. 184), *Trifolium bonannii* C. Presl (с. 225), в указателе — *T. bonanninii* C. Presl (с. 398); в этом случае неверно указана высота растения: не 20—90, а 3—55 см.

Имеются и прямые ошибки. *Polygonum orientale* L. на с. 133 отмечен как дикорастущий вид (его нет в перечне культивируемых), но это интродуцент («Флора Таджикской ССР», т. 3, с. 284). *Atriplex schugnanica* Iljin указан (с. 139) как эндемик Бадахшана, но этот вид распространен и в Кашгарии («Флора Таджикской ССР», т. 3, с. 338). Растения, встречающиеся во всех районах Западного Памира чуть ли не на каждом шагу, в «Определителе» отмечаются как редкие: *Arabidopsis pumila* (Steph.) N. Busch (с. 181), *Drabopsis nuda* (Bélanger) Stapf (с. 184), *Tetracme pamirica* Vass. (с. 188), *Trichochiton inconspicuum* Kom. (с. 189), *Litwinowia tenuissima* (Pall.) Woronow ex Pavl. (с. 189), *Alyssum desertorum* Stapf (с. 190), *Conringia persica* Boiss. (с. 193), *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. (с. 196), *Saxifraga sibirica* L. (с. 202), *Deschampsia koelerioides* Regel (с. 69) и др. Всего я насчитал таких ошибок около 40.

Вряд ли можно признать удачным «Введение» к «Определителю». Частично это потому, что в нем излагаются выводы, основанные на неполном материале и неверной статистике (см. выше), но в основном — из-за ряда ошибочных положений. Так, неверно утверждение, будто в верховьях западнопамирских рек суммы годовых осадков из-за отсутствия там меридиональных поднятий с высотой снижаются (с. 12). Интересно сопоставить это утверждение с данными, в которых учтена поправка к осадкомерам, а также с рассчитанными суммами годовых осадков для пояса аккумуляции того же района: там выпадает до 1000—1500 мм/год (Кренке, 1973; Кренке, Рототаева, 1979).

Во «Введение» включена неудачная поясная схема Западного Памира. Во-первых, из пяти высотных поясов Бадахшана один пояс (III — «высокогорных лугов и зарослей кустарников») свойствен лишь Придарвазью, который хотя бы по этому признаку (иной тип поясности) не может рассматриваться в составе территории Бадахшана. Во-вторых, высотные пояса в схеме обособлены не на растительный основе (что было бы уместно для «Определителя растений»): в поясной схеме каждый пояс объединяет не один, а много типов растительности. Например, II пояс объединяет степи, нагорные ксерофиты, пойменные луга и леса, а IV пояс — опять степи плюс петрофитные сообщества (вообще азональные) и т. п.

Для характеристики высотных поясов приведен перечень из 90 маркирующих сообществ. Но проверка по тому же «Определителю» высотного положения эдификаторов этих сообществ показала, что многие из них находятся вообще за пределами принятых в «Определителе» же поясных границ. Так, *Salsola oreophilla* распространена в пределах абсолютных высот 3000—3700 м и ее сообщества в очень малой степени могут входить в состав I пояса, границы которого расположены на высотах 1700—3100 м. Полностью выпадают из пояса (2800—3400 м) указанные для него эдификаторы *Prangos pabularia* (1800—2800 м), *Cotoneaster numullarioides* (2000—2500 м), *Lonicera pamirica* (3600—4500 м), *Cousinia laetivirens* (3600—3900), а из пояса V (3800—4900 м) — *Potentilla flabellata* (2000—3000) и *Kobresia stenocarpa* (2700—3800). Формация Festuceta musbelicae попала сразу в два пояса (III и IV) в качестве маркирующей, и т. п. Даже в том случае, если маркирующие виды играют эдификаторную роль на разных абсолютных высотах, разброс показателей никак не должен выходить за рамки пояса, который маркируется. Составителю следовало выбрать более реальную поясную схему.

На с. 10 после правильного указания на самую глубокую древность тектонической зоны Юго-Западного Памира написано следующее: «интересно, что в пределах этой зоны отмечено наибольшее число реликтов третичной флоры». Надо напомнить составителю, что все тектонические зоны Памира сформировались задолго до низов кайнозоя и к третичным реликтам тектонический возраст территории никакого отношения не имеет. Не стоило также роды *Betula*, *Salix*, *Populus* относить к реликтам «третичных сообществ лесных ценозов» (с. 15), а криофитные подушечники выводить из верхнего пояса «хвойных гиндукуш-гималайских лесов и сопутствующих им лугов» (с. 16). После трехкратных обширных оледенений это представляется маловероятным.

Анализировать годичную ритмику метеорологических элементов полагается не по формальным трехмесячным сезонам (с. 11, табл. 1), а по температурным периодам, как это и сделано в «Справочнике по климатам СССР» (1966), из которого заимствованы данные табл. 1. При корректном построении этой таблицы метеостанция «Ишкашим» уже не попала бы в средиземноморскую группу.

Схема районирования в подзаголовке названа «ботанико-географической» (с. 25), в подписи к рис. 2 (с. 26) — «ботанической», а судя по тексту, речь идет о расчленении территории по признаку специфичности видов, и следовательно, схема районирования «флористическая». Но даже по этому признаку объединение бассейнов Язгулёма и Бартанга вызывает серьезное сомнение. В схеме районирования остается неясным положение котловины Яшилькуля: если обособлены переходные к нагорью Федченковский, Сарезский и Тогузбулакский р-ны, включение окрестностей Яшилькуля в состав Гунтского р-на требует пояснений. Замечу, что если бы были сформулированы различия между понятиями «эндемик» и «специфический вид», многие недоумения по схеме районирования могли бы отпасть.

Имеется множество и других недочетов, преимущественно мелких. Но в конце концов не в них дело. Цель издания «Определителя» вполне прагматична — дать возможность ботаникам и любителям природы определять растения Западного Памира (Бадахшана). Несмотря на упущения и небрежности издания, эту цель можно считать достигнутой.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов Н. В. (1972). Эфемеры Юго-Западного Памира и их географические связи. Автореф. канд. дис. — Абрамов Н. В. (1976). О флоре эфемеров Юго-Западного Памира. В кн.: Систематика, анатомия и экология растений Азиатской части СССР. Л. — Дарвазиев М. (1973). Об эндемичных и редких растениях флоры бассейна р. Язгулём. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 3 (52). — Дарвазиев М. (1977). Флора и растительность бассейна р. Язгулём. Автореф. канд. дис. Душанбе. — Иконников С. С. (1963). Определитель растений Памира. Душанбе. — Коннов А. А. (1971). О нахождении папоротника *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott на Западном Памире. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 3 (44). — Кренке А. Н. (1973). Климатические условия существования оледенения Средней Азии. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Кренке А. Н., Рототаева О. В. (1979). Поле аккумуляции для ледниковой системы Памира и использование его в расчетах стока. Изв. АН СССР, сер. геогр., 2. — Курбанбеков З. (1971). Растительный покров Юго-Западного Памира. Автореф. канд. дис. Душанбе. — Определитель растений Средней Азии. (1968—1974). 1—4. Ташкент. — Остапович Л. Ф. (1972). Цветочно-декоративные растения в западных районах ГБАО Таджикской ССР. Душанбе. — Справочник по климатам СССР. (1966). 31, 2. Л. — Султанов С. (1975). Флора и растительность бассейна р. Гарм-Чашма (Бадахшан). Автореф. канд. дис. Душанбе. — Флора СССР. (1946, 1948—1953, 1955, 1959, 1961, 1962, 1964). Тт. 12—19, 22, 25—27, 29. М.; Л. — Флора Таджикской ССР. (1957—1978). Тт. 1—5. М.; Л. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л. — Юсуфбеков Х. Ю., Запрягаев М. Л., Остапович Л. Ф. (1972). Методы возделывания полезных растений в условиях Памира. Душанбе.— Paulsen O. (1906). Plants collected in Asia Media and Persia. Bot. Tidsskr., 27, 2. — Paulsen O. (1920). Studies in the vegetation of Pamirs. The second Danisch Pamir expedition conducted by O. Olufsen. Copenhagen.

О. Е. Агаханянц.

Минский государственный
педагогический институт.

Получено 20 I 1980.

УДК 019. 941: 002.01:581.5

Bibliographia synoecologica scientifica hungarica, 1900—1972. In collab. auct. plurium comp. et red. R. Soó. Budapest: Akad. kiadó, 1978, 500 l. (**Венгерская научная синэкологическая библиография,** 1900—1972. В сотрудничестве с многими авторами составил и отредактировал Р. Шоо)

D. V. LEBEDEV. *(A REVIEW)*

Скончавшийся в феврале 1980 г. крупнейший венгерский ботаник нашего столетия, почетный член ВБО Режё Шоо широко известен своими многочисленными исследованиями в различных областях ботанической науки — в геоботанике, флористике и систематике. Особенное значение имеет его уникальный пятитомный труд «Synopsis systematico-geobotanica florae vegetationisque Hungariae», вышедший в 1964—1973 гг., объемом в 3142 стр. Этот труд по существу подвел итоги многовекового изучения флоры высших растений и растительности Венгрии. Четыре тома этого очень важного и для ботаников Советского Союза издания были обстоятельно прорецензированы ранее на страницах нашего журнала (т. 1 — Е. М. Лавренко, 1966, 51: 1187—1189; т. 2 — Е. Г. Бобров, 1968, 53 : 993—995; тт. 3 и 4 — В. И. Чопик, 1973, 58 : 150—151).

Завершив работу над указанным «Синопсисом», Р. Шоо приступил по поручению Биологической секции Венгерской академии наук к составлению библиографического свода отечественной синэкологической литературы.

В предисловии к указателю (оно помещено в двух языковых вариантах — на английском и на немецком языках) рассказано о некоторых его особенностях. В связи со все возрастающим значением проблемы охраны природной среды в указатель включены описания работ, посвященных влиянию климата, почвы, воды и других факторов на растительный и животный мир. В результате здесь представлена со значительной полнотой венгерская биоклиматологическая, педобиологическая и гидробиологическая литература, до сих пор нигде не учтенная. Описаны также публикации палеосинэкологического содержания. Поскольку в последние годы особенное внимание уделяется проблеме биологической продуктивности, в указателе широко отражены и такие работы, посвященные продуктивности лесов, лугов, степей и сельскохозяйственных угодий, которые ранее считались относящимися не к ботанике, а к растениеводству и лесоводству.

Из научно-популярных публикаций учитывались только те, которые вносили что-то новое в излагаемый вопрос. Чисто таксономические, флористические и фаунистические работы без ценологических аспектов в указатель не включались, такой же подход был и к аутоэкологическим публикациям.

Принята следующая схема описания: порядковый номер; фамилия и инициалы автора (авторов); год издания; заглавие на языке оригинала; перевод венгерского заглавия на немецкий или английский язык (если он имеется в описываемой работе — в резюме или в оглавлении, то в круглых скобках, если же перевод сделан составителями указателя — в квадратных); название периодического издания в сокращенной форме — в соответствии со списком сокращений, помещенным на с. 13—17; том и номер; страницы. Для книг приводятся место издания, название издательства, количество страниц.

Хронологические границы указателя определены в заглавии — с 1900 по 1972 г. За эти годы включены все публикации венгерских авторов по синэкологии, касающиеся как Венгрии, так и зарубежных стран. Описаны также работы иностранных авторов, относящиеся к Венгрии (до 1920 г. в ее тогдашних границах, после 1920 г. — в современных).

Введено три условных знака: для публикаций о зарубежных странах; для устаревших работ; для работ, посвященных типам леса.

Материал расположен в систематическом порядке по специальной схеме, содержащей 27 основных рубрик и 39 подрубрик. Схема эта на латинском языке напечатана на с. 21—22.

Перейдем к содержанию указателя, перечислив с некоторыми комментариями основные рубрики.

1. Руководства по синэкологии (20 записей). 2. Библиографические указатели по синэкологии (47). 3. История фитоценологии (14 записей, из них 12 принадлежат самому Шоо). 5. Биографии экологов (139 названий, посвященных 36 ученым — только умершим). 5. Съезды и синэкологические (преимущественно фитоценологические) экскурсии (25). 6. Терминология, проблематика, методика фитоценологии за исключением математических методов (27, особо выделена цитоэкология). 7. Количественная синэкология и структура фитоценозов (15). 8. Синэкология растений (88, выделены работы о жизненных формах). 9. Лесная синэкология (183). 10. Фитоценология и география (17). 11. Биоклиматология, включая агрометеорологию (309, выделены работы по фенологии). Под этой рубрикой собраны публикации, относящиеся только к растениям. 12. Фитоценология и педология (72). 13. Педомикробиология (526). Эта большая рубрика разделена на несколько подрубрик (руководства и монографии; история; съезды и экскурсии; терминология, проблематика, методика; синэкология). 14. Гидробиология (855). Имеются те же подрубрики, что и в предыдущей рубрике. 15. Синдинамика. Экспериментальная фитоценология (62). 16. Общая синтаксономия (25). Здесь собраны работы иностранных авторов, не посвященные специально Венгрии, но имеющие к ней отношение. 17. Синэкология и ценозы водорослей (462, выделены работы, посвященные биологической продуктивности). 18. Ценозы других бессосудистых растений (95). Выделены подрубрики: ценозы грибов, ценозы лишайников, ценозы мхов. 19. Ценозы семенных растений. Синтаксономия (82). 20. Синхорология (396, выделены карты растительности). Под этой рубрикой объединены такие разнородные материалы, как описания отдельных фитоценозов и растительности целых территорий, а также геоботанические монографии. 21. Ценология и земледелие. Пашенные ценозы (78). 22. Флористические труды с ценологическими данными (76). Приведены сведения, дополняющие библиографический указатель венгерской фитосоциологической литературы, опубликованный Р. Шоо в 1960 г. в журнале «Excerpta botanica», ser. B, v. 2, p. 93—156. 23. Палеоботаника (224). Выделены подрубрики: палеофитоэкология и ценология (третичный период), синхронология четвертичного периода (исключая палинологию), палинология. 24. Продуктивность наземной растительности (1117). Имеются подрубрики: общие ботанические работы, включая посвященные лугам и пастбищам; продуктивность сельскохозяйственных растений; продуктивность лекарственных растений; продуктивность лесов; содержание микроэлементов в растениях.

Две следующие рубрики отведены под чисто зоологическую литературу. 25. Зоологическая синэкология (1605). 26. Зоологическая синхронология (242). Укажем здесь только, что в «Синэкологии» речь идет исключительно о наземных животных (соответствующие материалы о водных животных представлены в «Гидробиологии»), а в «Синхронологии» говорится и о тех, и о других.

Последняя рубрика 27. Охрана природы (37). Неожиданно чрезвычайно скудна, что сами составители оговорили подзаголовком «Выбор».

Завершается книга алфавитным указателем авторов.

В составлении рецензируемого библиографического пособия принимали участие, кроме Р. Шоо, еще 11 венгерских ученых. Их авторство обозначено в латинском оглавлении. В итоге труда этого коллектива создан справочник, неоценимый для исследователей природы Венгрии и в то же время представляющий значительный интерес для широкого круга иностранных ученых многих специальностей, в том числе и для советских.

Использование указателя иностранцами существенно облегчается благодаря переводу оглавления на латинский язык и латинскими названиями рубрик и подрубрик в самом тексте. Следует отметить, что, переводя эти названия на русский язык, рецензент стремился к наибольшей буквальности, не пытаясь привести их в соответствие с терминологией, принятой в нашей литературе.

Большое положительное значение имеют переводы венгерских заглавий зарегистрированных публикаций на более широко известные языки. Лишь в единичных случаях по неизвестным причинам эти переводы отсутствуют (см., например, №№ 2902, 2913, 3056).

При линейном расположении материала, т. е. при классификации в одном измерении, невозможно избежать некоторой условности и субъективности в выборе наиболее адекватного места для многих работ. Вряд ли стоит приводить здесь много примеров спорных решений, но один, пожалуй, привести надо. Он касается помещения венгерского перевода учебника А. П. Шенникова «Экология растений» (№ 340) не в «Руководства», а в «Синэкологию растений». Известной произвольности в размещении материалов способствует нечеткость, неопределенность некоторых рубрик. Это относится, в частности, к таким рубрикам, как «Фитоценология и география» и «Общая синтаксономия».

Только венгерские специалисты, хорошо знающие свою отечественную литературу, могут судить, насколько правильно ставится знак «устарело» (восьмилучевая звездочка). Но и ученым других стран было бы важно знать, каковы критерии выделения устарелых публикаций, чем объясняется бросающаяся в глаза неравномерность распределения этих звездочек по рубрикам.

Однако указанные недостатки не умаляют практического значения книги, в которой библиографическими средствами подведены итоги работам, проведенным в Венгрии в первые три четверти XX в. в одном из наиболее актуальных направлений современной биологии.

Совершенно закономерно, что этот итоговый труд связан с именем Режё Шоо, так много сделавшим для познания растительного мира своей родины.

Д. В. Лебедев.

Ленинградский отдел
Института истории естествознания
и техники АН СССР.

Получено 14 IV 1980.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31:92:581.9(47+57)

СОВЕЩАНИЕ, ПОСВЯЩЕННОЕ ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА АФАНАСЬЕВИЧА ЮНАТОВА

Z. G. BUYEVICH. A CONFERENCE DEDICATED TO THE MEMORY OF ALEXANDER AFANASYEVICH YUNATOV

6—7 декабря 1979 г. в Ленинграде состоялось совещание, организованное Всесоюзным ботаническим обществом, Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР и Научным Советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» на тему «Экосистемы степей и пустынь Евразии», посвященное памяти профессора Александра Афанасьевича Юнатова.

В работе совещания приняли участие сотрудники различных учреждений Академии наук СССР (Ботанический институт, Зоологический институт, Институт географии, Институт экспериментальной морфологии и экологии животных, Центральный сибирский ботанический сад), институтов АН КиргССР и УзбССР, Каракалпакского филиала АН УзбССР, а также сотрудники Ленинградского государственного университета и Педагогического института им. А. И. Герцена, Марийского государственного университета и других учреждений.

На трех заседаниях было заслушано 19 докладов, посвященных научной деятельности А. А. Юнатова и тем вопросам, которые были близки его научным интересам.

Совещание открыл **Л. Е. Родин** и предоставил слово академику **Е. М. Лавренко**, который выступил с докладом «Значение работ А. А. Юнатова в изучении растительности Центральной Азии». Докладчик отметил большие заслуги А. А. в познании растительного покрова Центральной Азии, установившего на основе многолетних исследований основные ботанико-географические закономерности в пределах значительной ее части и особенно много сделавшего для изучения растительного покрова Монгольской Народной Республики, где он проработал более 10 лет (с 1940 по 1951, 1962 г.). До его исследований в ботаническом отношении были изучены только отдельные небольшие районы МНР. А. А. изучил всю территорию МНР: установил широтно-зональные закономерности в растительном покрове и основные типы вертикальной поясности в горных системах; составил карты растительности и разработал ботаническое районирование Монголии. Результаты его исследований представлены в трех больших монографиях.

Э. М. Мурзаев, много лет проработавший вместе с А. А. в Монгольской Народной Республике и Китайской Народной Республике, остановился в основном на работе А. А. в КНР, куда он был приглашен в 1957—1960 гг. для участия в исследованиях Синьцзян-Уйгурского автономного района. Маршруты комплексной экспедиции Академии наук КНР простирались от лесистых юго-западных склонов Алтая на севере до южных пустынных пределов Тибета. Ботанический отряд состоял главным образом из молодых специалистов, которые охотно учились у А. А. познанию пустынной флоры и растительности, пониманию геоботанических комплексов равнин Джунгарии, песков Такла-Макан, гор Монгольского Алтая, Восточного Тянь-Шаня и Западного Куньлуня. Докладчик отметил, что А. А. отличался удивительным трудолюбием в поле, тщательностью в работе. Его не останавливали трудности в пути: высокие горы, тяжелые пески, солончаки, скалы, холод, зной. Неутомимость и неприхотливость были характерны для него. Он легко входил в контакт с аратами в Гоби и Хангае, таглыками в Куньлуне, земледельцами в долине Тарима. В частности, благодаря этому ему удалось собрать уникальный список монгольских названий растений и дать им русские и латинские соответствия. А. А. всегда был присущ широкий интерес к познанию природных закономерностей Центральной Азии. Это находило свое выражение в сотрудничестве с почвоведами, зоологами и географами.

Несколько докладов было посвящено характеристике растительности отдельных регионов и вопросам ботанико-географического районирования МНР.[1]

Доклад **Е. И. Рачковской** и **Е. А. Волковой** был посвящен составленной ими карте растительного покрова юго-западной части МНР (впадина Барун-Хурай), именуемой в ботанико-географических работах Джунгарской Гоби. На основе универсальной геоботанической карты они выполнили карты размещения основных географических типов растительных сообществ (гобийских, джунгарских, монгольско-алтайских и др.). Эта работа позволила авторам обоснованно подойти к определению места данного региона в ботанико-географическом разделении Центральной Азии и выделить территорию пустынной Джунгарии в качестве самостоятельной провинции (присоединяя к ней впадину Барун-Хурай). Основанием к этому, по их мнению, является прежде всего наличие особого типа пустынь и горных степей, не встречающихся ни в Туранской, ни в Гобийской провинциях.

З. В. Карамышева посвятила свой доклад характеристике растительности северо-восточной части Монгольского Алтая, западной части Хангая, сниженных восточных окраин Восточного Танну-Ола и межгорных котловин, отметив такие специфические черты и особенности их природных условий и растительного покрова, как малая роль явлений солярной зональности в пространственной дифференциации растительного покрова этого региона, хотя территория имеет протяженность с севера на юг более 1°, и большое значение вертикальной поясности (так называемого котловинного эффекта), определяющих структуру, состав и размещение растительных сообществ. Она показала, что в целом растительность западной части МНР значительно отличается от таковой остальных территорий степной и пустынной областей МНР и является переходной между степями МНР и Восточного Казахстана. На этой территории отсутствуют или не играют существенной фитоценотической роли многие центральноазиатские пустынно-степные и степные виды, являющиеся обычными эдификаторами в зональных типах пустынно-степной зоны в центральной части МНР, причем наблюдается проникновение многих «западных» по отношению к МНР видов, фитоценотический оптимум которых связан со степными территориями Восточного Казахстана, Турана и горами Средней Азии. По характеру поясности растительного покрова З. В. Карамышева выделила два типа гор: горы, в колонке поясности которых выражен степной, лесной (на северных склонах) и высокогорный пояса, и безлесные горы с колонкой поясности, включающей лишь степной и высокогорный пояса.

В докладе **И. Т. Федоровой** и **Е. И. Рачковской** дана характеристика растительности пустынно-гобийского стационара, расположенного в восточной части Заалтайской Гоби в пределах Большого Гобийского заповедника. Было изучено распределение растительного покрова на профиле в зависимости от рельефа и почвенно-грунтовых условий. Было выполнено геоботаническое (Е. И. Рачковская и И. Т. Федорова); геоморфологическое (Д. А. Тимофеев) и частично почвенное (Ю. Г. Евстифеев, Г. Н. Якунин) картирование на основе материалов аэрофотосъемки. По мнению авторов, эта территория включает в себя три климатически обусловленные подзональные полосы пустынной зоны: остепненные пустыни на палево-бурых почвах (1850—1600 м над ур. м.), настоящие пустыни на серо-бурых почвах (1600—1100) и крайнеаридные пустыни на крайнеаридных почвах (1400—700). Своеобразной чертой ландшафта Заалтайской Гоби является существование зеленых оазисов, связанных с зонами молодых разломов и приуроченностью к ним выходов грунтовых вод.

Большая группа докладов была посвящена стационарным исследованиям в Казахстане и Монголии.

В сообщении **И. В. Борисовой** и **Т. А. Поповой** говорилось об истории биокомплексных исследований, вызванных перспективой создания в 50-х годах крупных промышленных сельскохозяйственных центров в Сибири и Казахстане. По инициативе Ботанического и Зоологического институтов АН СССР была выдвинута проблема «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». Работы по проблеме были начаты в 1957 г. в разных природных зонах СССР. Показана роль А. А. Юнатова, принимавшего непосредственное участие в биокомплексных исследованиях в Казахстане. В основу был положен сравнительно-зональный принцип. Исследования велись на сухостепном, пустынно-степном и пустынном стационарах по одной программе, которая предусматривала всестороннее изучение флоры, растительности и фауны, сред обитания растений и животных, их консортивных связей. Стационарные исследования сочетались с маршрутными. В результате биокомплексных исследований в Центральном Казахстане был получен огромнейший и разнообразный материал (к настоящему времени опубликовано около 200 работ, в том числе 3-томная монография). Эти исследования явились толчком к развертыванию комплексных исследований и в других среднеазиатских республиках. А. А. был душой биокомплексных работ и особенно активным организатором и участником научных конференций.

---

[1] Все доклады, касающиеся изучения растительности МНР, были сделаны по материалам, собранным авторами во время работы совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, инициатором создания которой являлся А. А. Юнатов.

В сообщении **Т. К. Гордеевой** и **Т. И. Казанцевой** подведены итоги стационарных исследований сухих и пустынных степей Монголии. Авторы остановились на истории стационарных исследований в МНР, отметив, что тематика работ стационаров и полустационаров с 30-х годов до последнего десятилетия носила узкопрактический характер и была направлена исключительно на изучение естественных кормовых угодий как объектов пастбищного использования. Поэтому одной из первоочередных задач А. А. Юнатов считал организацию стационарных исследований в МНР для всестороннего комплексного изучения кормовых угодий и создания теоретических предпосылок их рационального использования. С 1970 по 1977 г. было организовано 5 стационаров в различных зонах МНР, работа которых ознаменовала новый, более активный и разносторонний этап стационарных исследований естественных кормовых угодий, отличительной чертой которого и явилась комплексность (в работах принимали участие геоботаники, биоморфологи, физиологи, зоологи, микробиологи, климатологи, почвоведы, геоморфологи, биохимики). Впервые для Монголии был осуществлен биоценологический подход к изучению стационарных участков, который позволил приблизиться к пониманию взаимодействия всех компонентов биотической и абиотической среды.

В двух следующих докладах отражены работы, выполненные на горно-лесостепном стационаре в МНР (Восточный Хангай).

В докладе **Р. В. Суховерко** «Биологическая продуктивность некоторых нагорных степей Хангая» на примере четырех, наиболее типичных для стационара сообществ (петрофитноразнотравно-типчаковая, разнотравно-холоднополынно-злаковая, богаторазнотравно-тырсовоковыльная степь и осоково-злаково-разнотравный луг) рассмотрены структура и динамика (сезонная и погодичная) надземной фитомассы.

О горизонтальной неоднородности фитоценозов, связанной с жизнедеятельностью животных-землероев, говорилось в докладе **Н. П. Гуричевой**. Природные комплексы, возникающие в местах поселения землероев, по своей сущности являются биоценотическими образованиями — зоофитохорами (ЗФХ). С зоологических позиций это центры локализации жизнедеятельности животных. В геоботаническом плане — это микрогруппировки, представляющие собой разные стадии зоогенных микросукцессий. Наряду с другими типами микрогруппировок (фитогенными, антропогенными и др.) зоогенные микрогруппировки квалифицируются докладчиком как предельные элементы горизонтальной структуры фитоценозов. Сочетаясь на площади геоботанического контура, они образуют специфический рисунок (мозаику). Выделено несколько типов зоогенной мозаики в соответствии с разработанной типологией ЗФХ.

Выступивший в прениях Е. М. Лавренко, положительно оценив типологию ЗФХ, указал на возможность выделения особого типа покровных ЗФХ в тех случаях, когда деятельность грызунов-землероев охватывает более крупные площади.

Несколько докладов касалось изучения фотосинтеза и водного режима растений. В докладе **О. В. Заленского** «Фотосинтез как один из компонентов продуктивности растений экстрааридных пустынь» говорилось, что все биологические процессы в экосистемах определяются газообменом растений, который состоит из ряда составляющих его компонентов. Для анализа продукционного процесса, помимо фотосинтеза, обеспечивающего накопление органического вещества, существенное значение имеют его потери, одновременно происходящие при темновом дыхании и фотодыхании. Так как количественное расчленение продукционного процесса на перечисленные компоненты представляет большие методические и технические трудности, в большинстве работ определяется нетто-баланс углерода и лишь намечаются влияющие на него компоненты. Сведение положительного баланса углерода является, по его мнению, единственной возможностью для выживания растений, особенно в условиях экологического стресса. Докладчик показал, что биологическая и хозяйственная продуктивность растений экстрааридных пустынь очень низка по сравнению с продуктивностью растений других экосистем. Причиной этого является в основном низкая дневная и сезонная продуктивность фотосинтеза. Доминирующим фактором, под контролем которого находится продуктивность растений, является доступность воды, влияющая как на процессы газообмена, так и на активность реакций метаболизма. Различный ответ на изменения факторов внешней среды, вероятно, зависит от различий в биохимических особенностях фотосинтеза и дыхания. Фотосинтез, его дневная и сезонная продуктивность у растений экстрааридных пустынь Монголии находятся под контролем изменения температурного и светового режимов.

В сообщении **Н. Н. Слемнева** приведены результаты исследований различных характеристик ассимиляционной деятельности растений пустынного стационара в Заалтайской Гоби. Цель исследований состояла в выявлении факторов, лимитирующих фотосинтез и продуктивность пустынных растений, и путей приспособления растений к экстремальному диапазону этих факторов. Дневные и вегетационные изменения потенциального фотосинтеза, зависимость его от освещенности и температуры определялись у растений-эдификаторов трех типов пустынь (остепненной, настоящей и крайнеаридной) на широтном профиле с большим перепадом высот. Показано, что по мере увеличения напряженности климатических факторов от остепненной к крайнеаридной пустыне адаптация одноименных и разных видов к температуре идет путем увеличения температуры, оптимальной для фотосинтеза. Фотосинтез в течение дня в основном изменяется в соответствии с колебаниями термического режима окружающей среды, который ограничивает фотосинтез и продуктивность растений, поскольку оптимальная для фотосинтеза температура бывает в течение немногих часов на протяжении дня, а при температуре как ниже, так и выше оптимума интенсивность усвоения углекислоты снижается.

Н. И. Бобровская в своей работе ставила задачу найти общие черты и различия в характере водного режима степных и пустынных растений в основных сообществах остепненных, настоящих и крайнеаридных пустынь пустынно-гобийского стационара. В пределах одного растительного сообщества (полоса остепненных пустынь) три пустынно-степных вида — *Stipa glareosa*, *Cleistogenes songorica* и *Ajania fruticulosa* — имеют относительно невысокий запас воды в листьях. В результате интенсивного расхода воды на транспирацию в их листьях возникает ощутимый недостаток насыщения, поэтому они сильнее остальных видов реагируют на получение дополнительной влаги. Пустынный полукустарничек *Anabasis brevifolia* имеет больше воды в листьях, транспирация и реальный водный дефицит у него ниже. Реакция на изменение погодных условий выражена слабо. Общим для растений настоящих и крайнеаридных пустынь являются высокая оводненность листьев, невысокий водный дефицит, который становится заметным только в условиях экологического стресса. Почти все пустынные виды сравнительно слабо реагируют на смену погодных условий, и по сравнению с пустынно-степными видами их водный баланс характеризуется значительно меньшей подвижностью.

В. М. Свешникова рассказала об адаптации эколого-физиологического порядка на материале по водному режиму полукустарничка *Ceratoides papposa* и дерновинных злаков — *Stipa glareosa* и *S. orientalis* — в условиях Казахстана и Памира. Сравниваемые территории относятся к резкоконтинентальным и засушливым областям, но из-за больших различий в высотном положении значительно отличаются по ряду климатических показателей. Различия в степени напряженности факторов среды накладывают свой отпечаток на течение и уровень основных показателей водного режима. Последние в свою очередь влияют на развитие листовой поверхности (у терескена в Казахстане отмечаются три генерации листьев) и, следовательно, на общую продуктивность растений, а также на прохождение фенологических фаз, характер побегов и развитие генеративных органов.

В докладе **А. М. Семеновой-Тян-Шанской** «Режим охраны растительного покрова заповедных территорий» отмечено, что А. А. уделял много внимания вопросам охраны растительного мира. По его инициативе в 1968 г. было созвано первое координационное совещание по охране ботанических объектов, на котором обсуждались вопросы оптимального способа сохранения видового состава растительных сообществ в заповедниках и заказниках. Абсолютно заповедный режим охраны, оказывается, не является идеальным для сохранения всего разнообразия растительного мира. При отсутствии выпаса, покоса и других воздействий нарушаются основные связи внутри охраняемых экосистем между их автотрофными и гетеротрофными блоками.

Три доклада были посвящены степным экосистемам Сибири.

В сообщении **А. А. Горшковой** «Экосистемы степей Сибири и их антропогенные изменения» отмечено, что степные регионы Сибири в настоящее время сильно различаются по экологическим режимам. Четко выделяются забайкальские криоксерофитные степи с пониженным температурным режимом почв и степи Тувы с сильно прогретой почвой в летнее время. Во всех степных регионах преобладают эуксерофиты со значительным участием стипаксерофитов, мезоксерофитов, ксеромезофитов. Для Забайкалья также характерны ксерофиты, а для Тувы — ксеропетрофиты. По ритму сезонного развития во всех степных регионах Сибири преобладают ранне- и позднелетние виды. Наиболее высокий расход воды растениями на транспирацию отмечен в степной зоне Забайкалья (0.4—1.4 г/г/ч), чему способствует повышенная радиация и средние запасы влаги в почве. У степных растений Тувы средние величины не превышают 1.00 г/г/ч в связи с крайне низкой влажностью почвы. Обращается внимание на большие суммарные запасы воды в подземной массе фитоценозов (до 292 ц/га), что определяет устойчивость степных экосистем в целом.

В докладе **Б. Б. Намзалова**, посвященном степям Западной Тувы, были обобщены материалы, полученные автором за последние годы (1975—1978) и характеризующие особенности структуры, типологии степной растительности Западной Тувы — региона Южной Сибири, до сих пор недостаточно исследованного в геоботаническом отношении. Выяснены закономерности распределения и смен растительности, особенности высотно-поясного размещения — выделены высотно-поясные комплексы степной растительности. Выявлена флора степей (525 видов, относящихся к 208 родам и 51 семейству). Дана достаточно обоснованная типология степей Западной Тувы.

О влиянии антропогенных факторов на степные экосистемы Барабы рассказала **Т. В. Вагина**, отметившая, что массовое заселение Барабы началось со строительством железной дороги и осушением местности. Освоение территории сопровождалось интенсивной рубкой леса. Южная граница леса отодвинулась на север на 1.5°. Обезлесение территории способствовало осушению и остепнению местности, широкому распространению солонцов и активному внедрению по солонцам ксерофитов и ксерогалофитов. Во влажных западинах среди солонцов формировались березовые колки. Интенсивное освоение земельных ресурсов началось после Великой Октябрьской социалистической революции. Использование земель не всегда соответствовало природным особенностям региона. Более 200 тыс. га, по подсчетам ИПА СО АН СССР, были ошибочно распаханы и, таким образом, потеряны для хозяйств и как кормовые угодья. Сейчас площади сельскохозяйственных угодий стабилизировались. Наиболее высокий удельный вес они имеют в южных районах, где занимают до 65% площади, из них $^1/_3$ составляют пашни и $^2/_3$ — кормовые угодья.

В докладе **С. И. Файзуллиной** «Динамика степной растительности Татарского Предволжья после работ академика С. И. Коржинского» показано изменение растительного покрова за 80 лет. Установлено остепнение растительности северной части региона (бывшая лесная зона), выявлены памятники природы, нуждающиеся в охране. Это — степные склоны возле дер. Набережные Моркваши, впервые описанные С. И. Коржинским, и участок горного сосняка (в смысле Д. И. Литвинова) в Чулпанихинском лесничестве.

В докладе **С. К. Кабулова**, посвященном состоянию экосистем Приаралья в связи с понижением уровня Аральского моря, вызванного увеличением водосбора в верховьях Амударьи и Сырдарьи, отмечены изменения в растительном покрове прилегающих районов. Так, в дельте Амударьи прогрессирует процесс засоления почв, площадь естественных сенокосов и пойменных пастбищ сократилась более чем в 20 раз, а их урожайность понизилась. Увеличивается площадь солончаков и на прилегающей к морю территории Кызылкумов. На территории Восточного Устюрта, прилегающей к глубоководным районам моря, почвенный и растительный покров еще не претерпел коренных изменений. Высохшая южная часть моря в зависимости от типа почвогрунтов и рельефа имеет разный видовой состав пионеров зарастания.

Обсуждение докладов проходило в конце каждого заседания. Выступавшие единодушно отметили научную ценность и интерес заслушанных сообщений.

З. Г. Буевич.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1980.

УДК 002.704.31: 581.5+581 .4

ВТОРАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ (к 65-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова)

L. M. SHAFRANOVA. THE SECOND CONFERENCE ON THE ECOLOGICAL PLANT MORPHOLOGY (IN COMMEMORATION OF THE 65 TH ANNIVERSARY OF I. G. SEREBRYAKOV)

13—16 XI 1979 в Москве состоялась Вторая конференция по экологической морфологии растений, посвященная памяти И. Г. Серебрякова. Конференция была организована Московским обществом испытателей природы (секция ботаники), Московским государственным педагогическим институтом им. В. И. Ленина (МГПИ) (кафедра ботаники и проблемная биологическая лаборатория) и Всесоюзным ботаническим обществом (Московское отделение). В работе конференции приняли участие свыше 180 человек из 23 городов СССР, представлявшие 47 учреждений и организаций (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Московский (МГУ), Ленинградский (ЛГУ) и ряд других университетов, Тимирязевскую сельскохозяйственную академию (ТСХА), педагогические институты, ботанические сады и др.). Было заслушано 12 докладов. В них были отражены разные стороны учения о жизненных формах и разные направления этого учения, развиваемые учениками И. Г. Серебрякова и исследователями, в той или иной мере испытавшими на себе влияние его идей. Доклады продемонстрировали также связь учения о жизненных формах с разными областями ботанической науки.

Конференцию открыл **Т. А. Работнов** (Москва, МГУ, кафедра геоботаники). **Н. П. Соколова** (Москва, ТСХА) осветила роль И. Г. Серебрякова в отечественной ботанике. Она охарактеризовала его как выдающегося ботаника-морфолога, который широко известен исследованиями структуры, онтогенеза и эволюции жизненных форм покрытосемянных и хвойных растений, ритма сезонного развития растений в разных ботанико-географических зонах. И. Г. Серебряков — создатель системы жизненных форм, автор оригинальных методик их изучения в полевых условиях и стационаре, талантливый педагог. Его научно-педагогическая деятельность оказала глубокое влияние на развитие ботаники и на преподавание морфологии в вузах. Научное наследие И. Г. Серебрякова составляют 2 монографии и более 60 других печатных работ. Основанное им научное направление разрабатывает школа его многочисленных учеников и последователей.

Доклад **Л. М. Шафрановой** (Москва, Заочный педагогический институт) был посвящен некоторым вопросам теоретической морфологии растений. Показано, что метамерность растений — морфологическое выражение специфики их роста и формообразования, которые протекают ритмично в виде повторяющихся соподчиненных циклов, локализованы пространственно (у высших растений — в очагах меристемы) и наблюдаются в течение всей жизни растения. В результате тело растения оказывается построенным из повторяющихся участков — соподчиненных метамерных единиц разного уровня, которые расположены менее упорядоченно, чем у метамерных животных, и образуют как линейные, так и разветвленные системы. Показано становление метамерности на разных уровнях морфологической организации растений.

И. Х. Шарова (МГПИ) продемонстрировала возможность применения принципов учения о жизненных формах в зоологии. Сопоставление спектров жизненных форм в семействе жужелиц позволило выявить основные направления морфоэкологической эволюции в пределах этого семейства. Специализация личинок и имаго шла или сопряженно, или по пути экологического расхождения.

Доклад **Н. И. Шориной** (МГПИ) наглядно показал необходимость детального анализа жизненных форм в исследованиях популяционного характера. Рассмотрены морфология корневищ и почек, структура особей орляка и строение его зарослей в целом. Выделено 6 функционально и морфологически различных вариантов корневищ, определена максимальная длительность их жизни. Описаны две категории особей: длительно живущие, возрастно-полночленные, обеспечивающие самоподдержание заросли; и недолговечные возрастно-неполночленные, быстро элиминирующиеся. У возрастно-полночленных растений хорошо выражены зоны освоения, насыщения и дряхлости, которые отличаются по числу и расположению вай, корневищ и почек. Структура зарослей в целом также зональна, поскольку у орляка отсутствует резкая грань между организменным и популяционным уровнями существования вида.

Второе заседание было посвящено вопросам эволюции жизненных форм в конкретных таксонах. Объект исследования **Е. Е. Гогиной** (Москва, Главный ботанический сад АН СССР) — род *Thymus*. Реконструированы некоторые черты предполагаемого предка рода. Намечены три основных направления эволюции жизненных форм в пределах рода (ксерофильное, криофильное и «степное»), которые привели к становлению аэроксильных кустарничков, шпалерных кустарничков и полукустарников соответственно.

В. К. Василевская и **Г. М. Борисовская** (ЛГУ) рассмотрели эволюционные преобразования жизненных форм в сем. *Buxaceae*. Один из древних признаков строения стебля — преобладание первичных тканей над вторичными. Наиболее древние признаки свойственны кустарнику *Sarcococca hookeriana* Baill. и травоподобному кустарничку *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc. Виды древовидных родов обладают более продвинутыми признаками. Предполагается, что анцестральный вид обитал в тропическом лесу и по анатомии стебля был сходен с кустарником *Sarcococca*; различные его популяции дали начало разным родам семейства.

Н. П. Савиных (Киров, Педагогический институт) на примере рода вероника описала новый тип эволюционного формирования монокарпических побегов у трав сезонного климата: преобразование системы побега ветвления предполагаемого исходного кустарника в монокарпический побег непосредственно при переходе к травянистой жизненной форме.

На третьем заседании рассматривались вопросы, связанные с ритмикой развития растений и с участием растений разных жизненных форм в растительном покрове. **Т. Г. Полозова** (БИН АН СССР) изучила жизненные формы и составила их спектры для конкретных флор, зональных и некоторых интразональных сообществ в подзонах южных, типичных и арктических тундр и в зоне полярных пустынь на Таймыре. При продвижении с юга на север наблюдается обеднение флористического состава; участие в растительном покрове кустарников, кустарничков и длиннокорневищных трав уменьшается, а стержнекорневых, короткокорневищных и дернистых трав увеличивается. Наибольшее разнообразие биоморф обнаружено в подзоне типичных тундр.

Н. В. Шилова (БИН АН СССР) рассмотрела активность меристемы и продолжительность пластохрона у травянистых многолетников и кустарничков разных семейств на Чукотском п-ове и на о. Врангеля. Показано, что адаптация растений в условиях Арктики шла разными путями. В наиболее жестких условиях отбирались растения с коротким периодом развития и непрерывным образованием листовых зачатков. Растения с разными типами периодичности заложения листьев отличаются по строению верхушек и анатомическому строению многолетних стеблей.

Л. П. Васильева (Смоленск, Педагогический институт) обобщила результаты ритмологических исследований степной растительности СССР (от Причерноморья до

Забайкалья), проведенных учениками И. Г. Серебрякова по разработанной им методике. Ритмы сезонного развития растений непосредственно зависят от климаритмов; разнообразие ритмов связано с историей формирования флоры и растительности степных ценозов. Показано, что реализация «правила уподобления» (Серебряков, 1964), т. е. «уподобление» ритмов развития растений ритмике большинства видов в ценозе, могла идти разными путями.

На четвертом заседании было заслушано два доклада. Доклад **Т. И. Серебряковой** (МГПИ) был посвящен жизненным формам и архитектурным моделям наземно-ползучих трав. Выделены 3 группы жизненных форм по степени специализации побегов: 1) неспециализированные ползучие травы с однотипными удлиненными ползучими побегами; 2) ползучие травы, образующие плети с ассимилирующими листьями; побеги дифференцированы на ортотропные (удлиненные или полурозеточные) и плагиотропные; 3) столонообразующие травы: надземные столоны («усы») с розеточными побегами, которые дают начало новым растениям; ортотропные побеги розеточные или полурозеточные. В ряду от первой до третьей групп отмечена тенденция к более быстрому отмиранию ползучих побегов и усилению вегетативного размножения. Показано, что сходные жизненные формы с одинаковой стратегией захвата пространства и вегетативного размножения образуются конвергентно, на базе различных морфогенетических процессов.

В докладе **В. Г. Колищука** (Львов, Лесотехнический институт) рассматривалась перестройка побеговой системы в ряду стланцы—стланики—стланички. Указанный ряд можно рассматривать как одно из направлений приспособительной эволюции деревьев при освоении территорий, неблагоприятных для роста. Намечено пять линий преобразований побеговых систем от стланцев к стланикам и стланичкам.

В прениях выступили В. К. Василевская, В. Г. Колищук, Т. Г. Соколова-Дервиз, А. М. Якшина, К. А. Куркин, Э. М. Иванская, Е. Л. Нухимовский, А. И. Шретер. Сделанные доклады и работа конференции в целом получили положительную оценку; были высказаны и некоторые критические замечания. Обсуждались как общие, так и частные вопросы, затронутые в докладах. В заключительной части конференции А. Н. Лихачев, А. И. Шретер, О. Н. Чистякова, Л. П. Васильева поделились воспоминаниями о совместной работе с И. Г. Серебряковым.

Участники конференции приняли следующую резолюцию:

1. Конференция констатирует, что обсуждение проблем экологической морфологии растений, прямо или косвенно связанных с развитием идей И. Г. Серебрякова, является своевременным и плодотворным. Наряду с успешной разработкой прежних перспективных направлений наметились новые, контактирующие с другими отраслями биологической науки в СССР.

2. Конференция признает целесообразность периодического обсуждения этих вопросов, а потому считает желательным продолжать проведение таких широких конференций раз в пять лет наряду с ежегодными Серебряковскими чтениями.

3. Конференция рекомендует полностью опубликовать заслушанные доклады, отражающие существенные тенденции в развитии советской ботаники, в одном из томов «Трудов МОИП».

Л. М. Шафранова.

Московский государственный заочный
педагогический институт.

Получено 6 III 1980.

Vol. 66 *No. 2*

February 1981

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

CONTENTS

Page

Botanist of the USSR towards the XXVIth congress of the Union Kommunist party I

M. Ya. Shkolnik. Physiological grounds of teratological changes in plants 153

M. F. Danilova, M. N. Telepova. Differentiation of proto- and metaphloem sieve elements in roots of *Hordeum vulgare* (*Poaceae*) 169

M. A. Baranova. On the laterocytic type of the stomatal apparatus in *Angiospermae* 179

V. V. Fedotov. On Raitchiha flora from the Eocene of the Amur region 187

M. V. Baranova, O. I. Zakharyeva. On the taxonomical rank of *Korolkowia* (*Liliaceae*) (morphology, onthogenesis, karyotype) 197

N. S. Probatova, T. G. Buch. *Hydrilla verticillata* (*Hydrocharitaceae*) in the Soviet Far East 208

N. V. Kondratjeva. On the inadmissibility to placing the nomenclature of the bluegreen algae (*Cyanophyta*) under the rules of the International code of nomenclature of bacteria 215

A. P. Sokol. Ecological scales of marsh plants (the bogs of the northeastern part of the Pechora-Ilych reserve) 227

COMMUNICATIONS 234

V. A. Demyanov. On the calorific properties of the organic substances of woody plants from Western Siberia. (234). — **V. I. Solovjev.** The area of *Salsola arbusculiformis* (*Chenopodiaceae*). (240). — **K. D. Stepanova, A. I. Sokirka, L. I. Rassokhina.** Biological productivity and circulution of chemical substances in the communites of *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii* (*Poaceae*). (247). — **V. V. Petrushenko, E. M. Grigorian, L. V. Azarova.** The use of the method of correlated pleiads for the evaluation of the state of woody plant under different ecological conditions. (255). — **T. E. Shevchuk, I. P. Gavrilyuk, V. G. Konarev.** Immunochemical analysis of the affinities of the genus *Fagopyrum* and the species of some other genera of the family *Polygonaceae.* (259). — **N. I. Gabarajeva.** The influence of the biological-active substances on the early stages of morphogenesis of *Cucurbita pepo* and *Helianthus annuus* seedlings. (267). — **V. V. Trenin.** The ultrastructure of the sporogeneous cells of *Ginkgo biloba* microsporangium. (275). — **I. V. Makarova.** Some new data on the frustule morphology and the area of *Thalassiosira confusa* (*Bacillariophyta*). (278). — **M. A. Ilomets.** Growth rate and productivity of the sphagnum carpet in the South-Western Estonia. (279). — **T. V. Makryi.** On the systematic position and distribution of the lichens *Cetraria komarovii* and *C. perstraminea* (*Parmeliaceae*). (291).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 295

O. E. Agakhaniantz. *S. S. Ikonnikov.* A key for the identification of the higher plants of Badakhshan. (295). — **D. V. Lebedev.** (*A review*). Bibliographia synoecologica scientifica hungarica, 1900—1972. 1978. (300).

CHRONICLE 303

Z. G. Buyevich. A conference dedicated to the memory of Alexander Afanasyevich Yunatov. (303). — **L. M. Shafranova.** The second conference on the ecological plant morphology (in commemoration of the 65th anniversary of I. G. Serebryakov). (308).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Ботаники СССР — XXVI съезду КПСС I

М. Я. Школьник. Физиологические причины тератологических изменений у растений 153

М. Ф. Данилова, М. Н. Телепова. Дифференциация ситовидных элементов прото- и метафлоэмы в корне *Hordeum vulgare* (*Poaceae*) 169

М. А. Баранова. О латероцитном типе устьичного аппарата у цветковых . . . 179

В. В. Федотов. О флоре Райчихи из эоцена Амурской области 187

М. В. Баранова, О. И. Захарьева. О таксономическом ранге *Korolkowia* (*Liliaceae*) (морфология, онтогенез, кариотип) 197

Н. С. Пробатова, Т. Г. Буч. *Hydrilla verticillata* (*Hydrocharitaceae*) на советском Дальнем Востоке 208

Н. В. Кондратьева. О недопустимости подчинения номенклатуры синезеленых водорослей (*Cyanophyta*) действию международного кодекса номенклатуры бактерий 215

А. П. Сокол. Экологические шкалы болотных растений (болота северо-восточной части Печоро-Илычского заповедника) 227

СООБЩЕНИЯ 234

В. А. Демьянов. О теплотворной способности органического материала древесных пород Западной Сибири. (234). — **В. И. Соловьев.** Ареал *Salsola arbusculiformis* (*Chenopodiaceae*). (240). — **К. Д. Степанова, А. И. Сокирка, Л. И. Рассохина.** Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в сообществах *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii* (*Poaceae*). (247). — **В. В. Петрушенко, Э. М. Григорян, Л. В. Азарова.** Применение метода корреляционных плеяд при оценке состояния древесных растений в различных экологических условиях. (255). — **Т. Е. Шевчук, И. П. Гаврилюк, В. Г. Конарев.** Иммунохимический анализ родства видов рода *Fagopyrum* с видами других родов семейства *Polygonaceae*. (259). — **Н. И. Габараева.** Влияние N-нитрозосоединений на ранние стадии морфогенеза проростков *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus*. (267). — **В. В. Тренин.** Ультраструктура спорогенных клеток микроспорангия *Ginkgo biloba*. (275). — **И. В. Макарова.** Новые данные о морфологии панциря и местонахождении *Thalassiosira confusa* (*Bacillariophyta*). (278). — **М. А. Илометс.** Прирост и продуктивность сфагнового покрова в юго-западной Эстонии. (279). — **Т. В. Макрый.** К систематике и географии лишайников *Cetraria komarovii* и *C. perstraminea* (*Parmelaceae*). (291).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 295

О. Е. Агаханянц. *С. С. Иконников.* Определитель высших растений Бадахшана. 1979. (295). — **Д. В. Лебедев.** (*Рецензия*). Венгерская научная синэкологическая библиография, 1900—1972. 1978. (300).

ХРОНИКА 303

З. Г. Буевич. Совещание, посвященное памяти Александра Афанасьевича Юнатова. (303). — **Л. М. Шафранова.** Вторая конференция по экологической морфологии растений (к 65-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). (308).

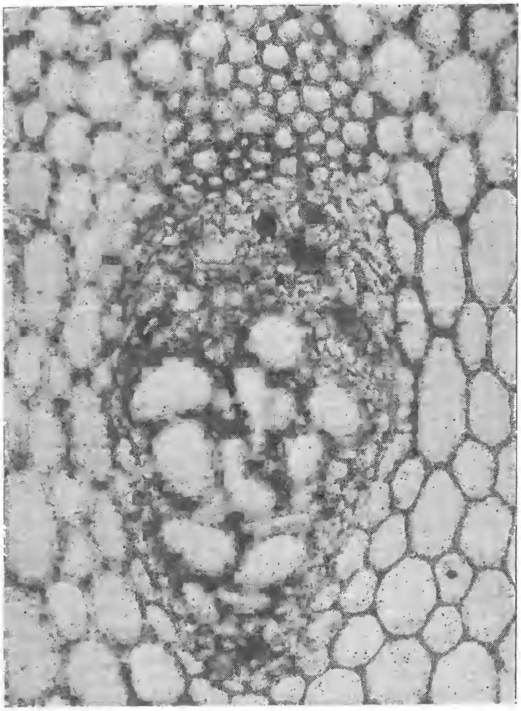


Рис. 3. Анатомические изменения у *Papaver macrostomum* при избытке свинца и цинка в почве.

Поперечный разрез измененного проводящего пучка стебля. Видны деформированные млечники (по: Петрунина, 1970).

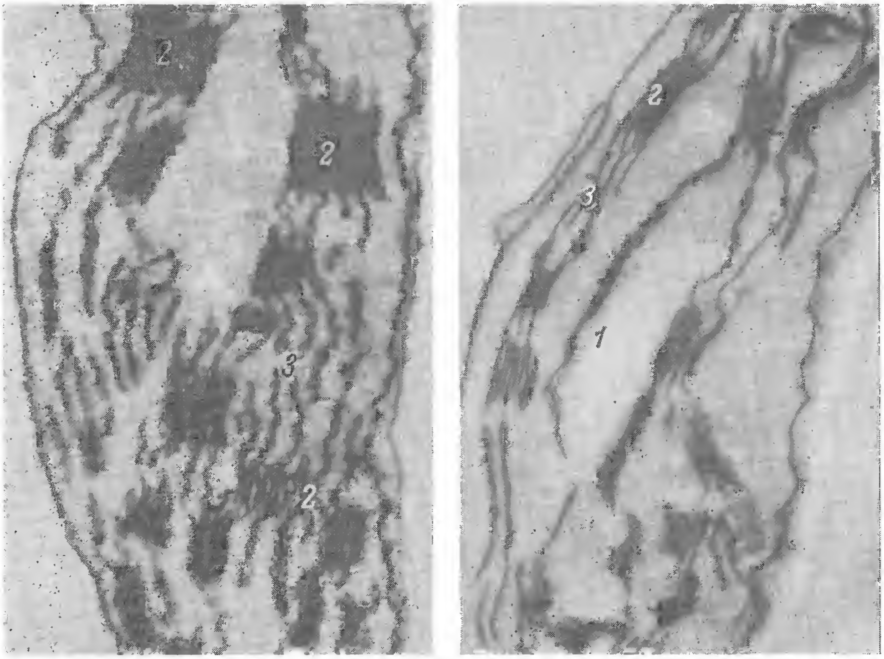


Рис. 4. Влияние недостатка цинка на структуру хлоропластов мезофилла.

Справа — без цинка, *слева* — с цинком. *1* — крахмальные вакуоли, *2* — граны, *3* — фреты (по: Possingham et al., 1964).

К ст. М. Ф. Даниловой, М. Н. Телеповой с. 171

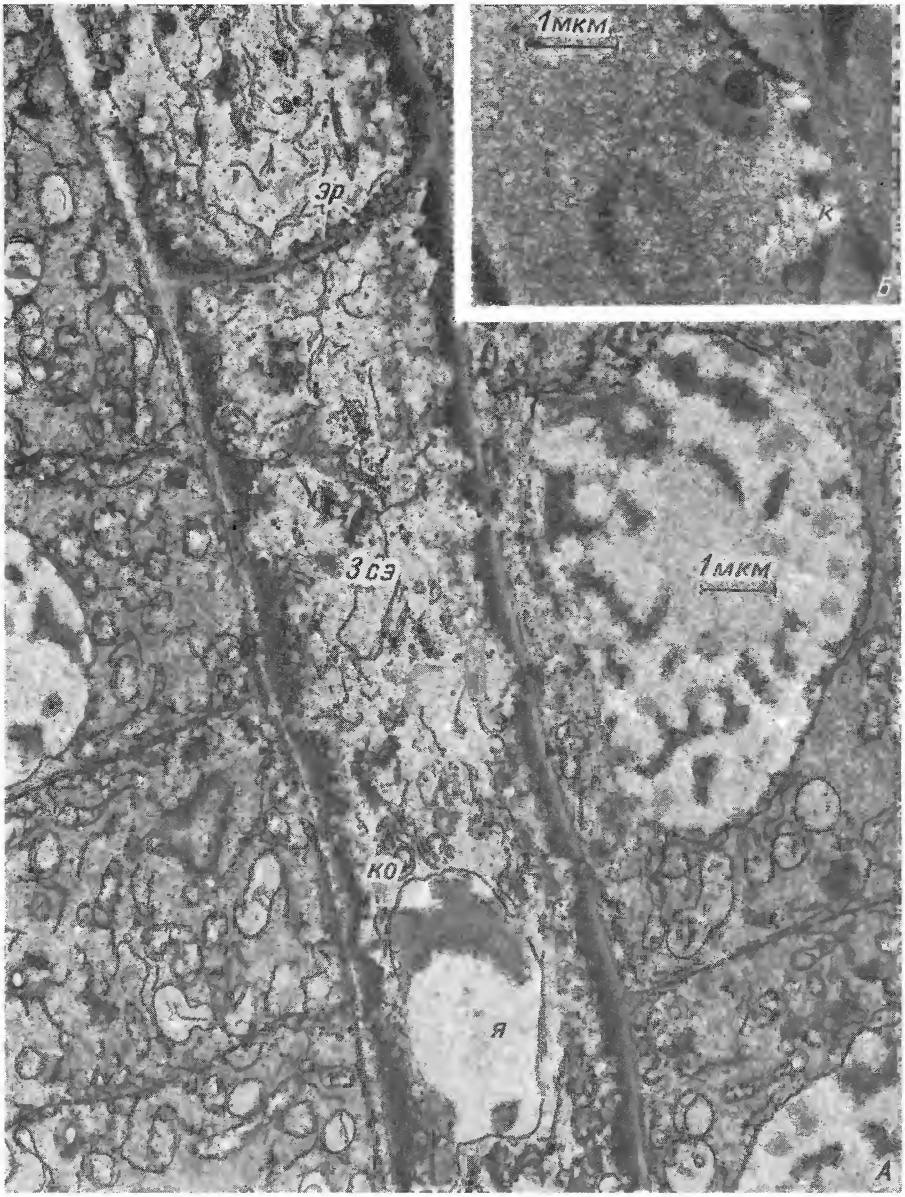


Рис. 2. Ситовидный элемент протофлоэмы на стадии «перламутровых» оболочек (продольный срез); фиксация 1%-м раствором $KMnO_4$ (*А*) и отложение каллозы на боковых стенках вокруг плазмодесм только со стороны ситовидного элемента протофлоэмы; полость ситовидного элемента заполнена тонковолокнистым содержимым; фиксация 2.5%-м раствором глютарового альдегида с таннином (2%) (*Б*).

эр — эндоплазматический ретикулум, *сэ* — ситовидный элемент, *ко* — клеточная оболочка, *я* — ядро, *к* — каллоза.

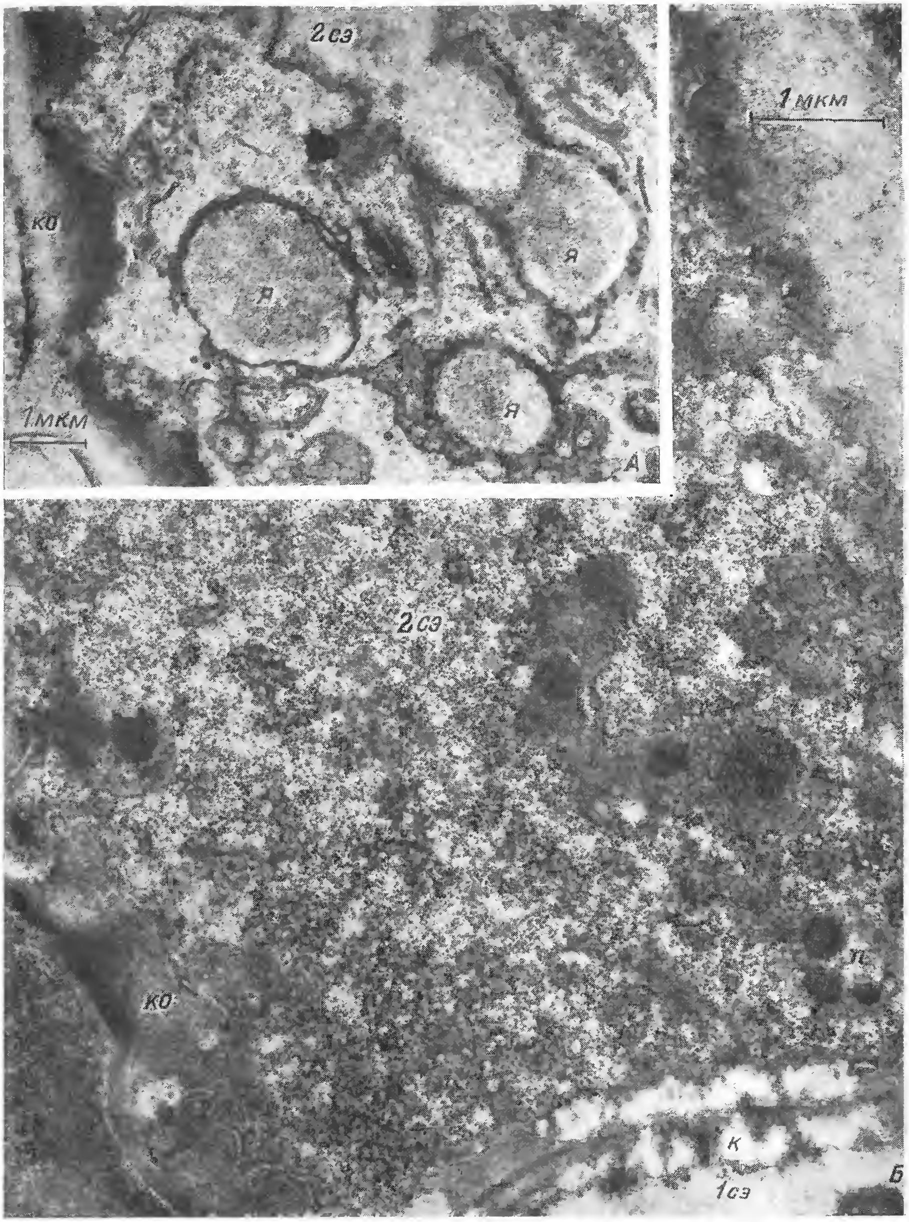


Рис. 3. Ситовидный элемент протофлоэмы на поздней стадии дифференциации. Фрагменты распадающегося ядра, окруженные мембранами, связанными по происхождению с *эр* (*А*) и поперечная стенка на границе первого безъядерного и второго ситовидного элементов (*Б*).

п — пластида. Остальные обозначения, как на рис. 2.

К с. 172

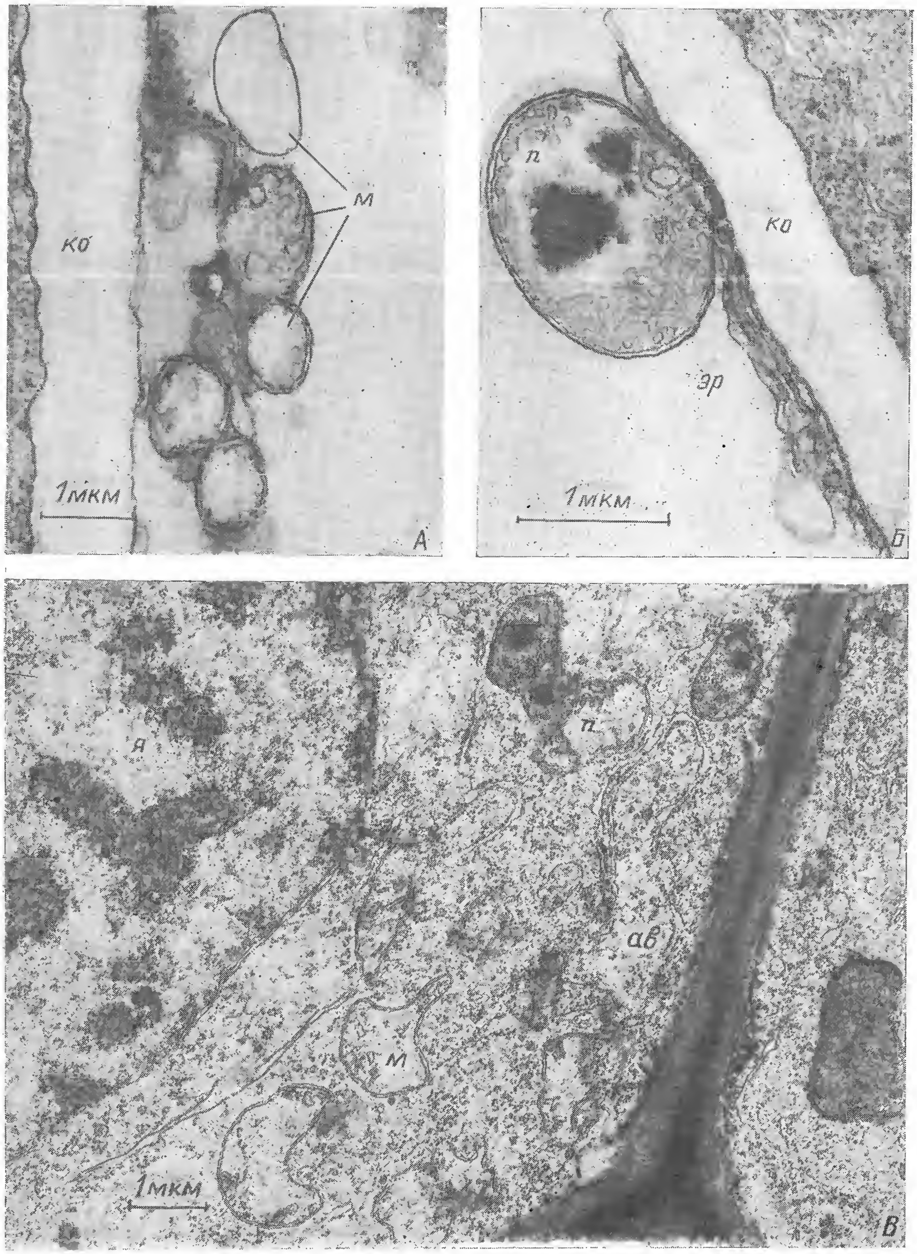


Рис. 4. Митохондрии в зрелом ситовидном элементе протофлоэмы, претерпевающие деструктивные изменения (*А*); стопки цистерн *эр* вдоль продольной стенки в зрелом ситовидном элементе протофлоэмы (*Б*); ранняя стадия дифференциации метафлоэмного элемента; появление пластид с кристаллическими включениями белка (*В*).

м — митохондрия, *ав* — автофагическая вакуоль. Остальные обозначения, как на рис. 2 и 3.

К с. 174

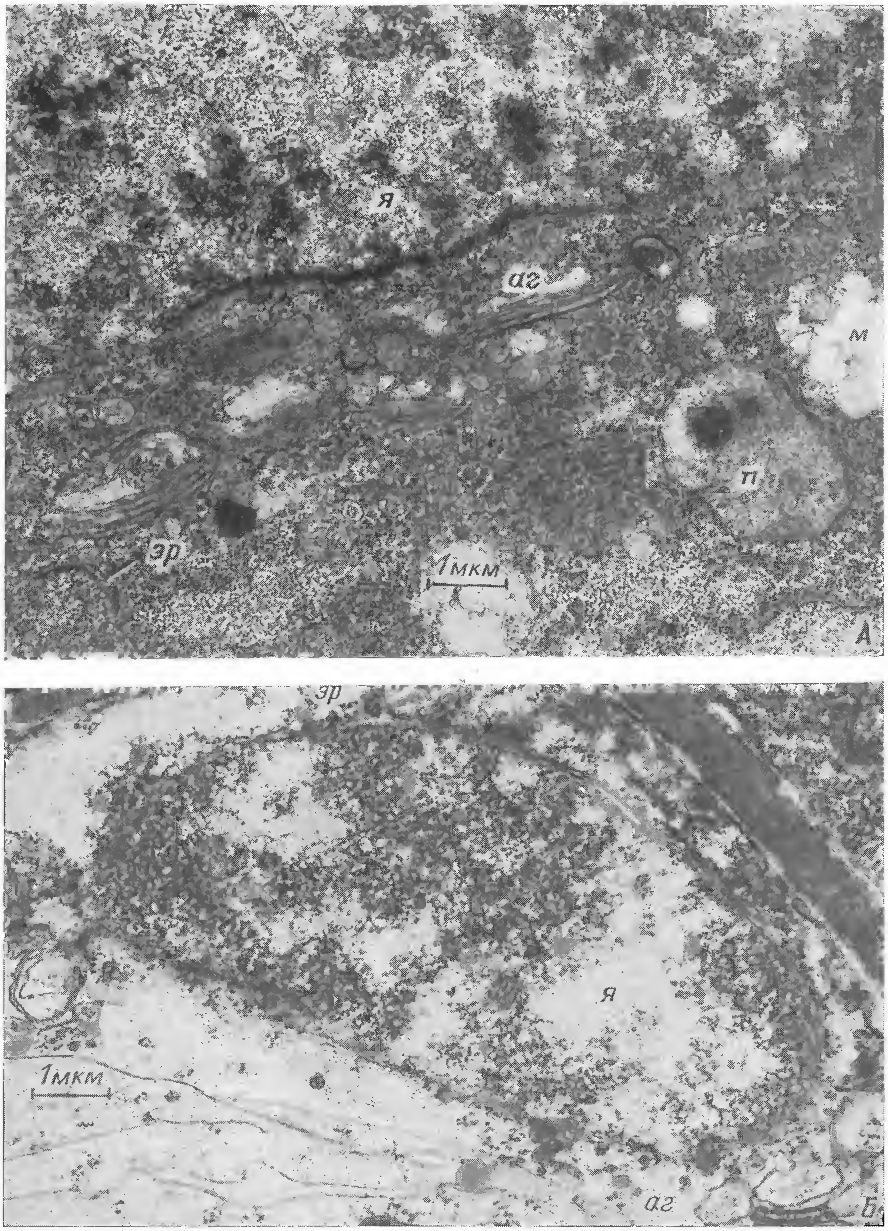


Рис. 5. Продвинутая стадия дифференциации ситовидного элемента метафлоэмы. Дисперсное распределение хроматина в ядре; высокая активность аппарата Гольджи (*А*) и контакты *эр* с ядерной оболочкой (местами видны расширения перинуклеарного пространства) (*Б*).

аг — аппарат Гольджи. Остальные обозначения, как на рис. 2—4.

К с. 174

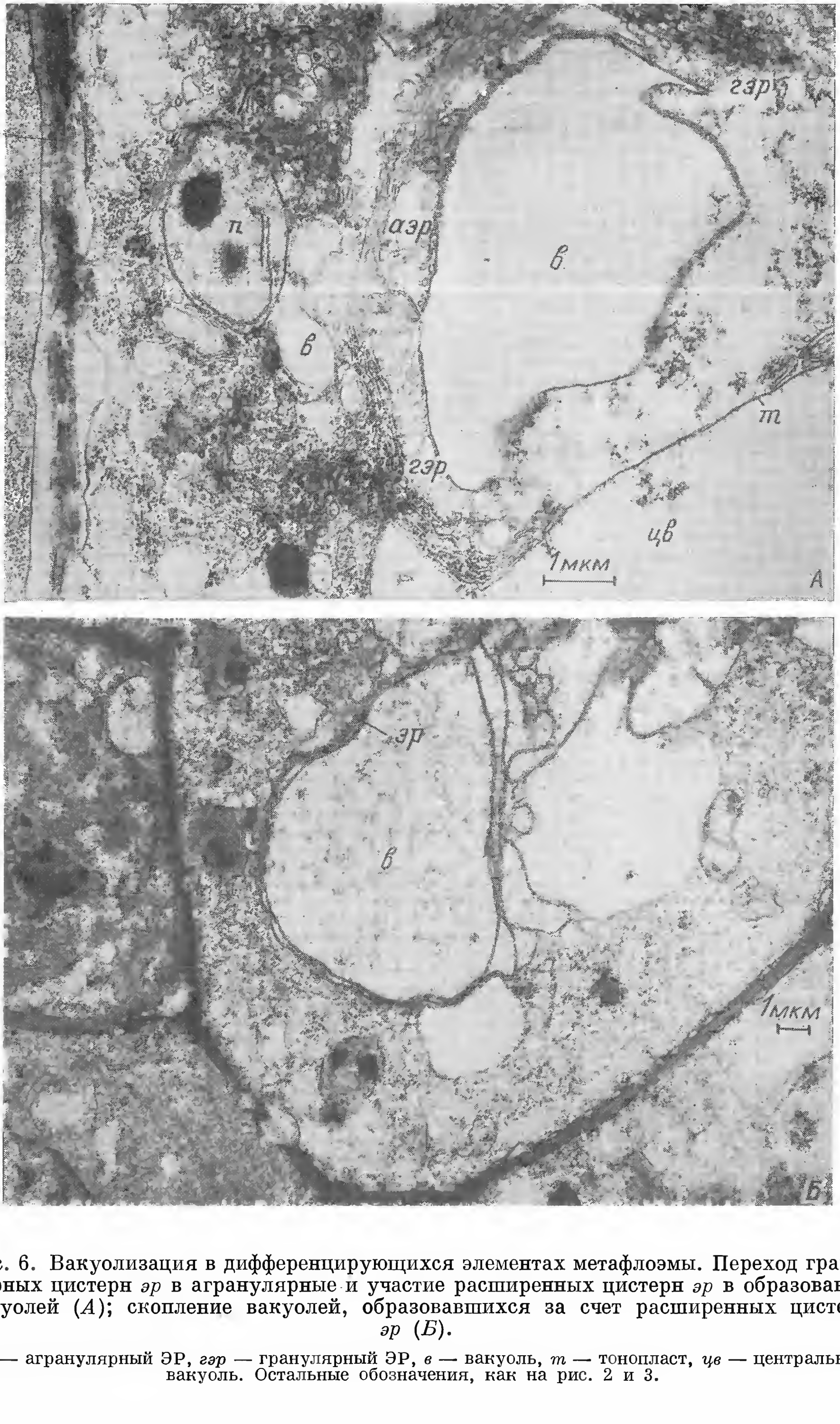


Рис. 6. Вакуолизация в дифференцирующихся элементах метафлоэмы. Переход гранулярных цистерн *эр* в агранулярные и участие расширенных цистерн *эр* в образовании вакуолей (*А*); скопление вакуолей, образовавшихся за счет расширенных цистерн *эр* (*Б*).

аэр — агранулярный ЭР, *гэр* — гранулярный ЭР, *в* — вакуоль, *т* — тонопласт, *цв* — центральная вакуоль. Остальные обозначения, как на рис. 2 и 3.

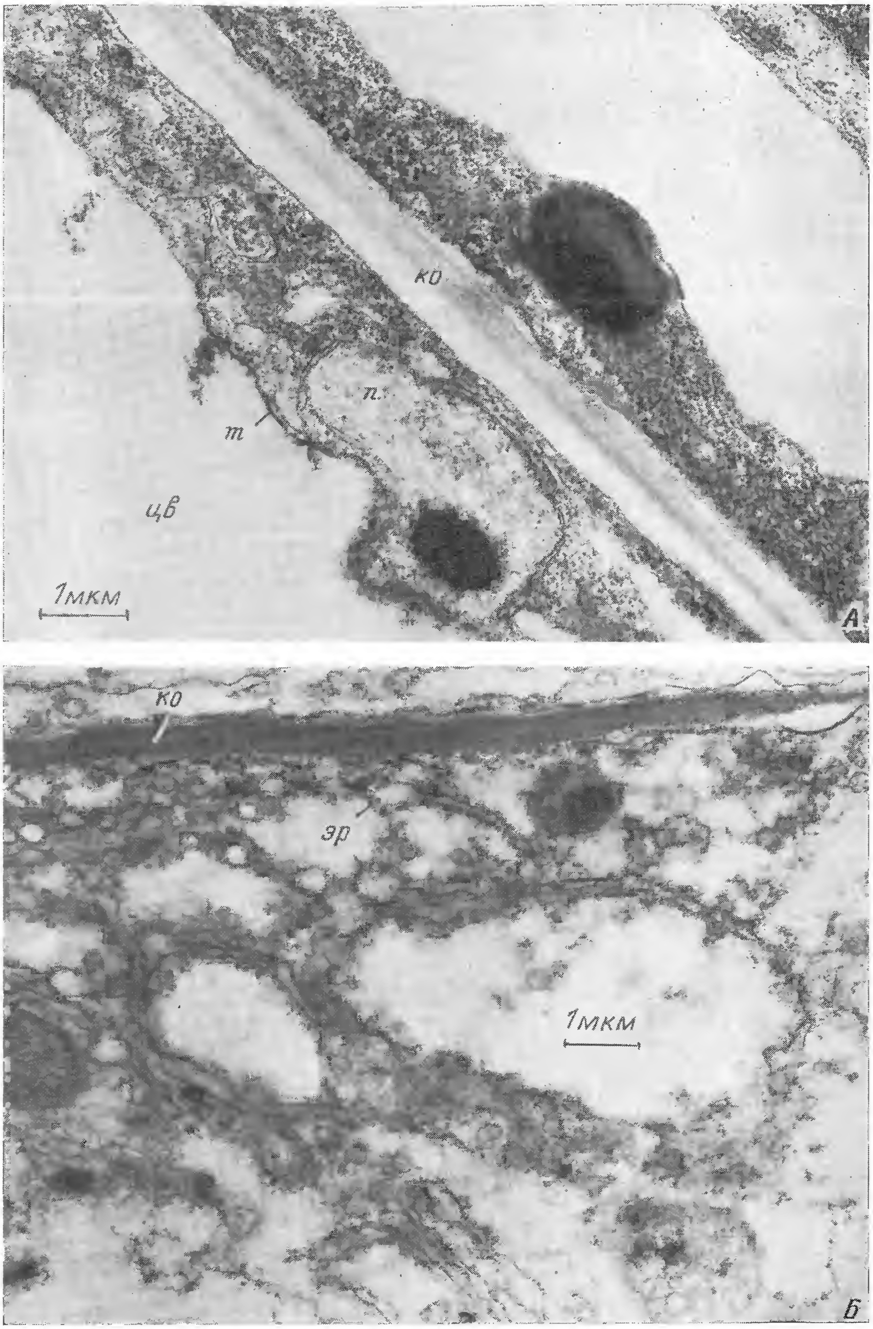


Рис. 7. Поздняя стадия дифференциации ситовидного элемента метафлоэмы (после образования центральной вакуоли). Париетальный слой цитоплазмы с пластидой (*А*); распадающиеся органеллы в постенном слое цитоплазмы (*Б*).

Обозначения ,как на рис. 2, 3, 6.

К ст. М. А. Барановой с. 182

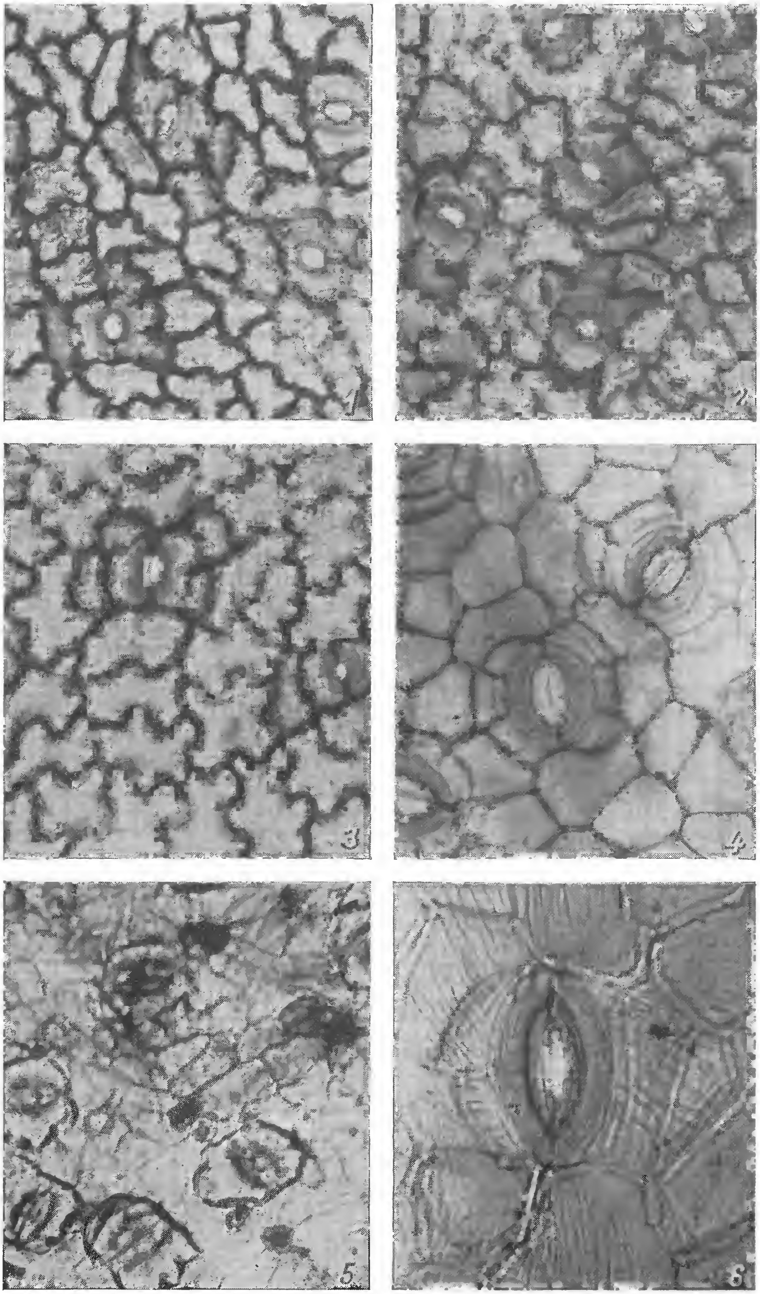


Рис. 1. Латероцитные устьица у разных видов, × 360.

1 — Dicoryphe laurina, 2 — D. laurina, 3 — D. lanceolata, 4 — Exbucklandia populnea, 5 — Barbeya oleoides, 6 — Kadsura heteroclita.

К с. 182

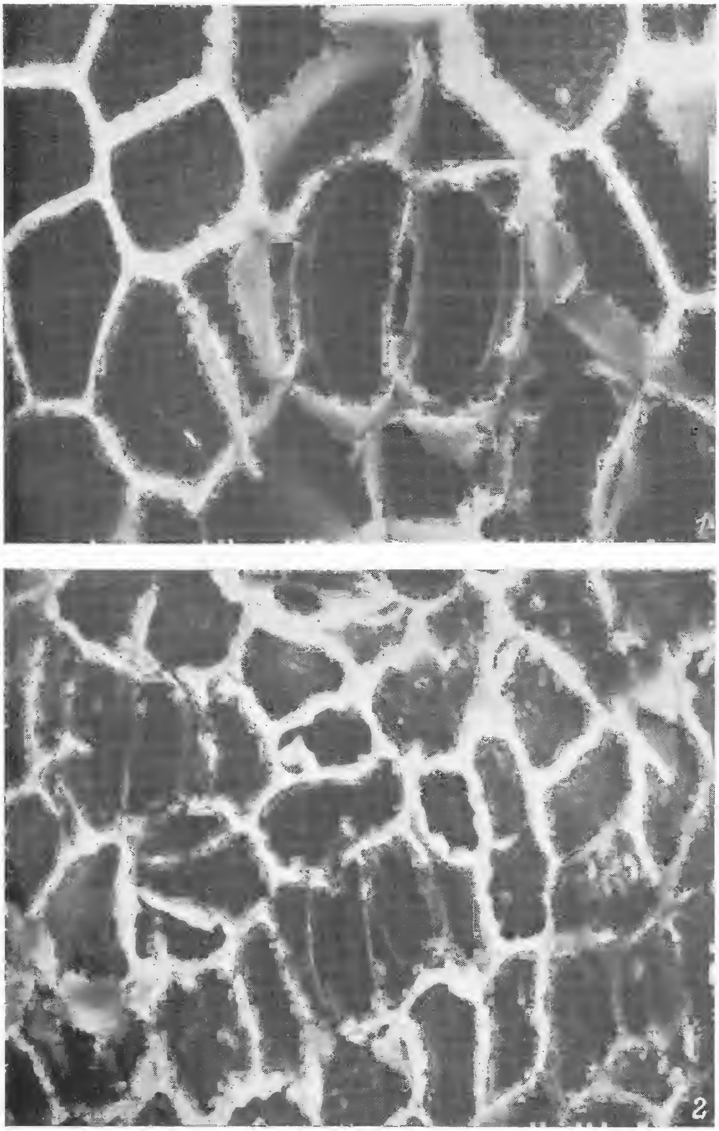


Рис. 2. Латероцитный устьичный аппарат у *Balanops oliviformis* (*1*) и *Dicoryphe laurina* (*2*) под сканирующим электронным микроскопом.

Увел.: *1* — 900, *2* — 675.

К с. 182

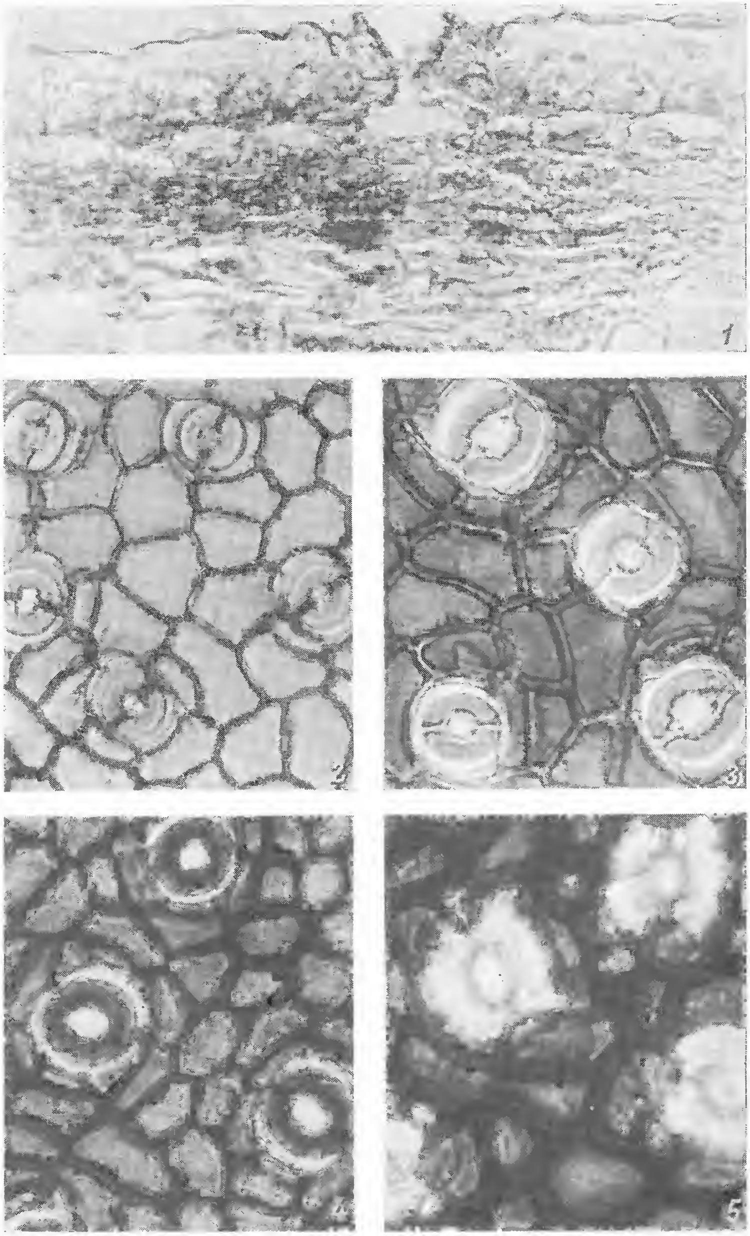


Рис. 3.

1 — *Styloceras laurifolium* (*Buxaceae*): поперечный срез нижней эпидермы листа, показывающий погруженное положение побочных клеток; 2—5 — латероцитные устьица у *Balanops*: 2 — *B. oliviformis*, 3 — *B. microstachya*, 4 — *B. australiana*, 5 — *B. balansae*, ×360.

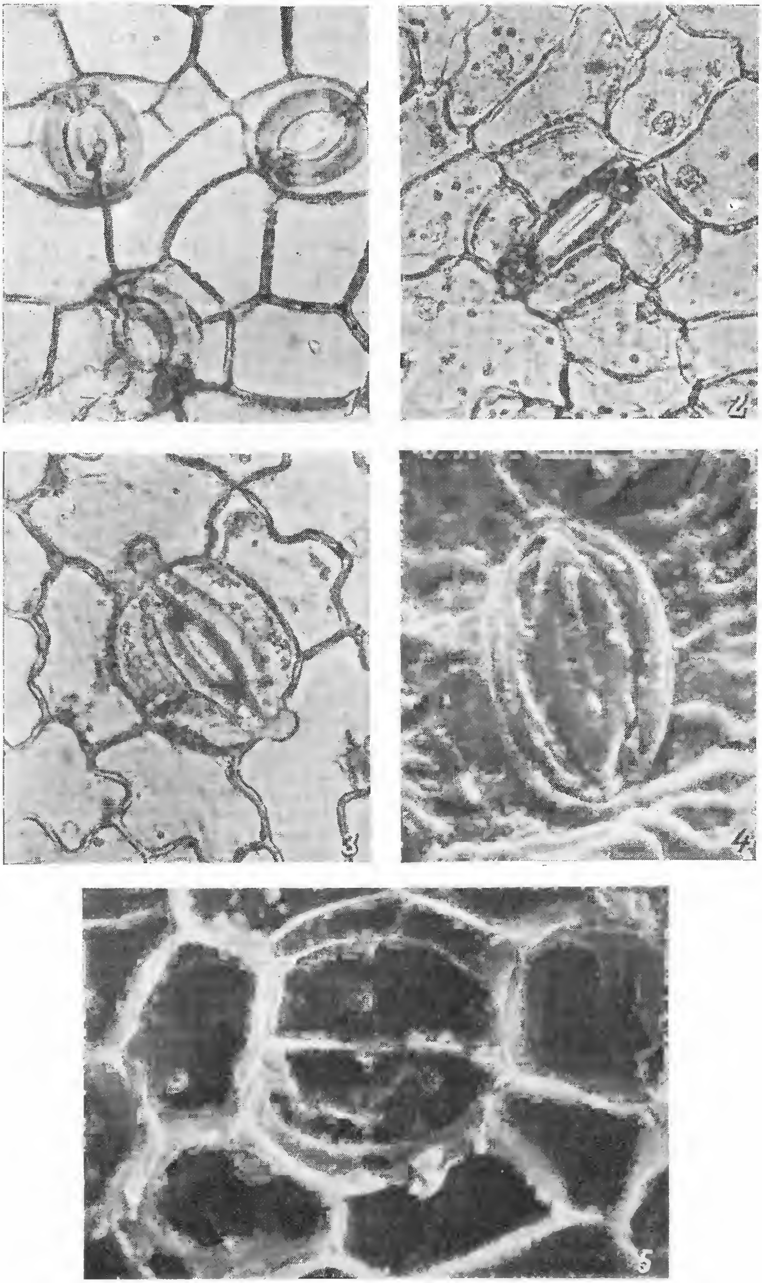


Рис. 4. Латероцитные устьица у разных видов.

1 — *Notobuxus acuminata*, 2 — *Schisandra chinensis*, 3 — *Kadsura japonica*, 4 и 5 — латероцитные устьица у *Kadsura japonica* (4) и *Trochodendron aralioides* (5) под сканирующим электронным микроскопом. Увел. 1—3 — 360; 4 — 675; 5 — 810.

К ст. Т. Е. Шевчук и др. с. 261

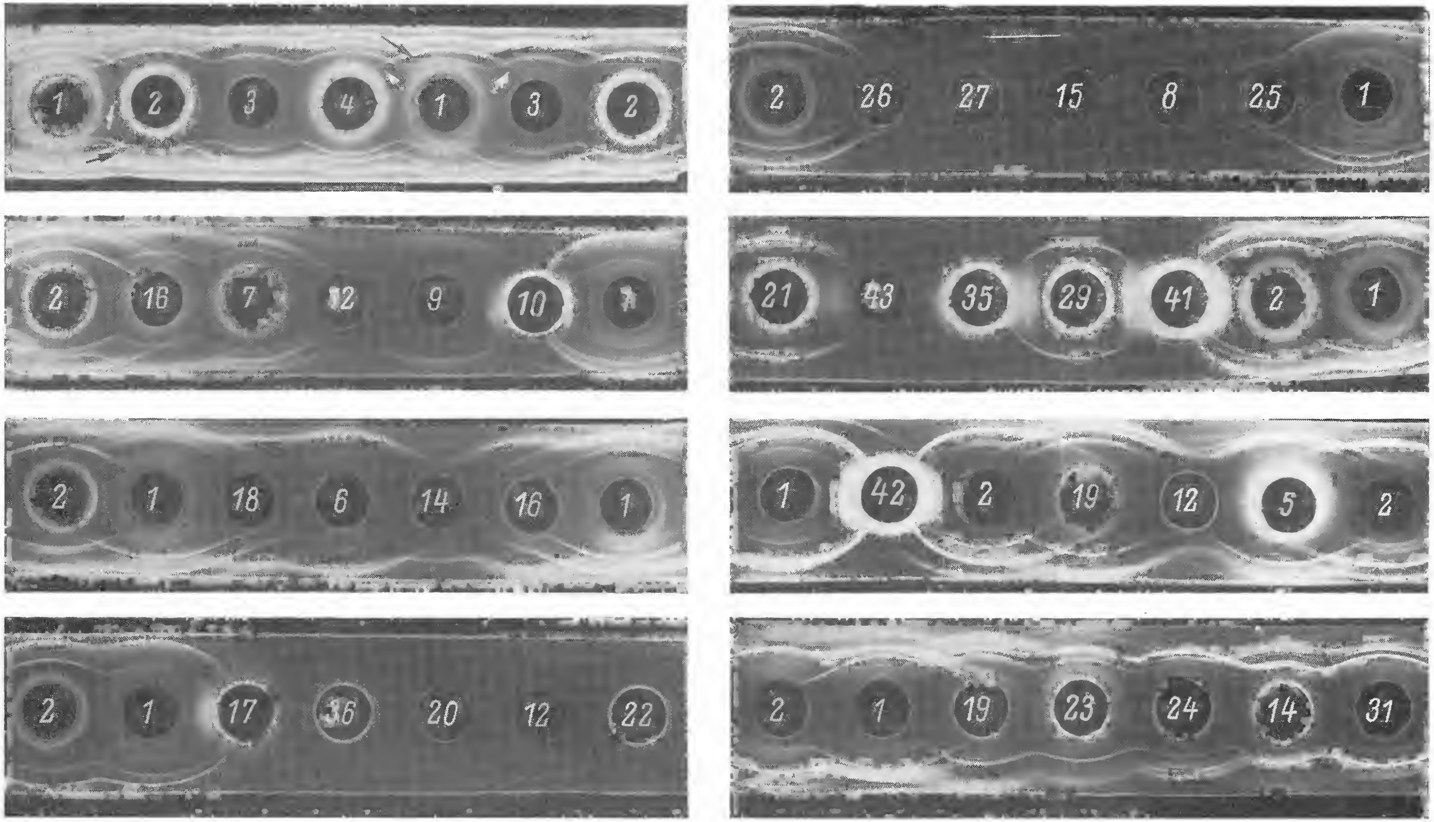


Рис. 2. Спектры преципитации белков семян представителей сем. *Polygonaceae*, проявленные сверху сывороткой на белки семян *Fagopyrum esculentum*, снизу — *F. tataricum*.

Цифровые обозначения видов соответствуют номерам в таблице.

К ст. В. В. Тренина с. 275

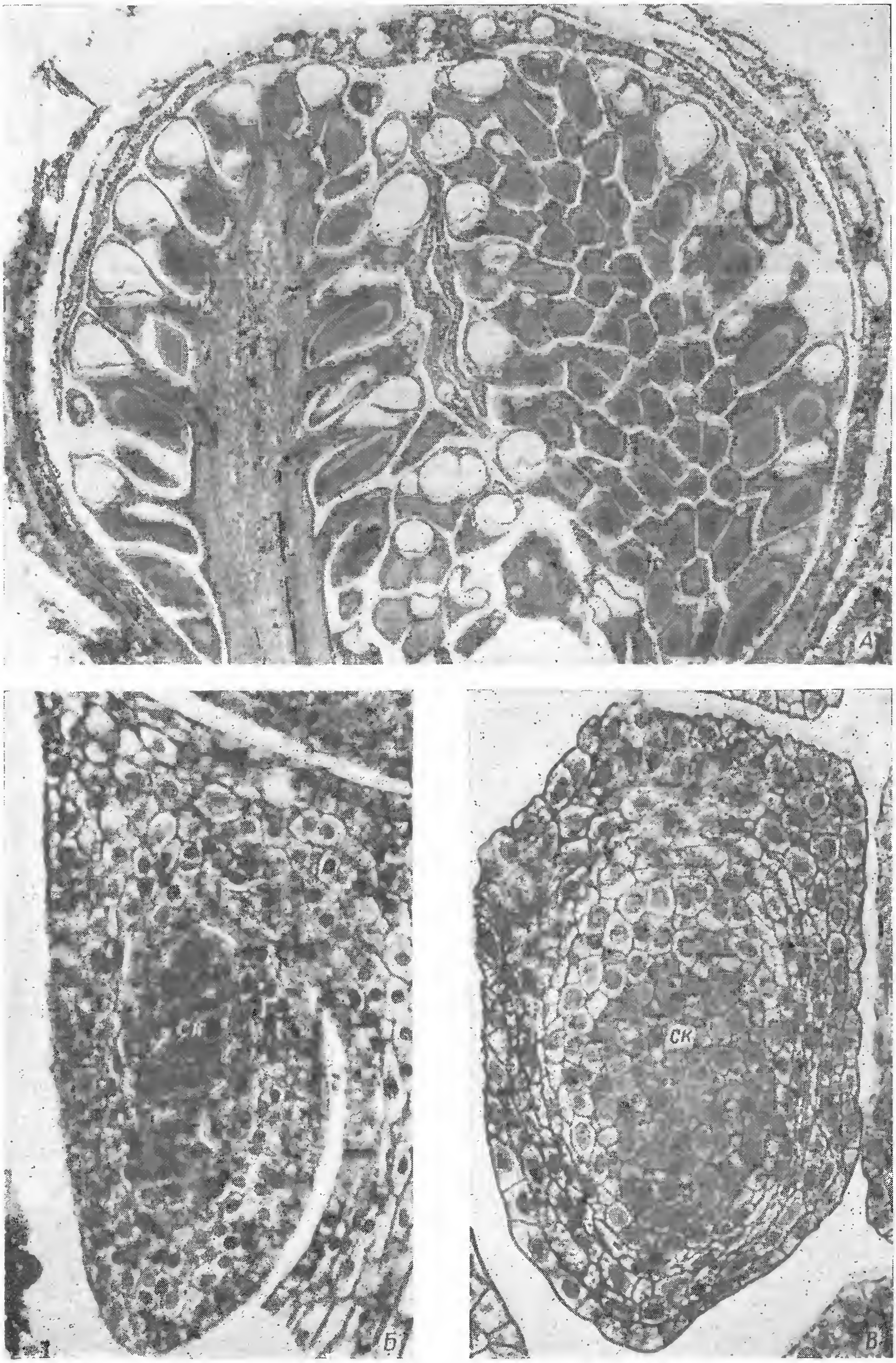


Рис. 1. Строение мужской почки *Ginkgo biloba*.

А — продольный срез почки, микростробилы несут многочисленные микроспорофиллы с висячими микроспорангиями; *Б* — продольный срез микроспорангия в период заложения спорогенной ткани; *В* — микроспорангий после завершения периода митотических делений в спорогенной ткани (полутонкий срез материала, приготовленного для электронной микроскопии). *ск* — спорогенные клетки.

К с. 276

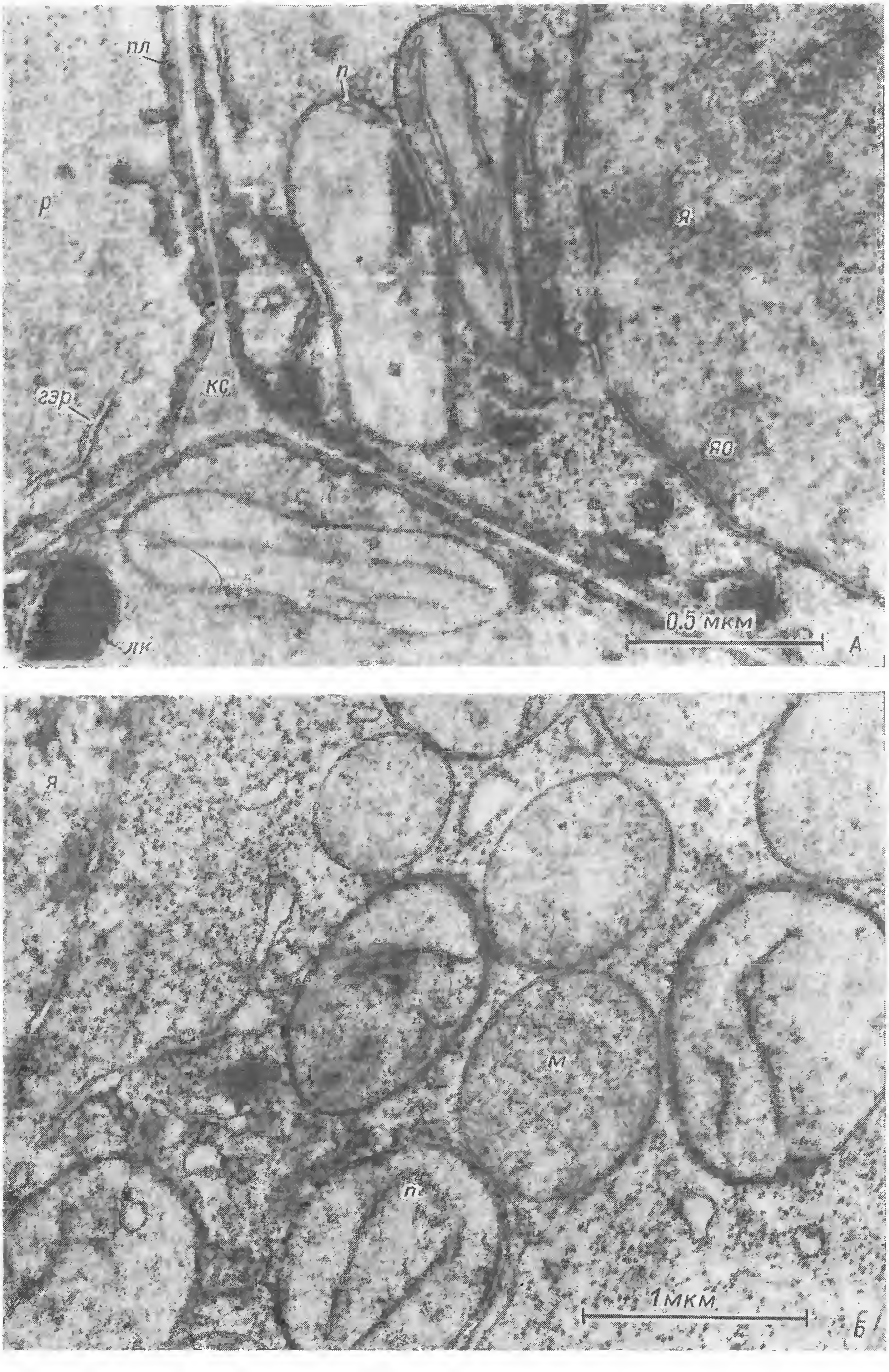


Рис. 2. Ультраструктура спорогенных клеток микроспорангия гинкго.

А — фрагмент спорогенной клетки микроспорангия гинкго в период заложения спорогенной ткани, *Б* — митохондрии и пластиды в спорогенной клетке после завершения периода митотических делений в спорогенной ткани. *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *кс* — клеточная стенка, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *пл* — плазмалемма, *р* — рибосомы, *я* — ядро, *яо* — ядерная оболочка.

К с. 276

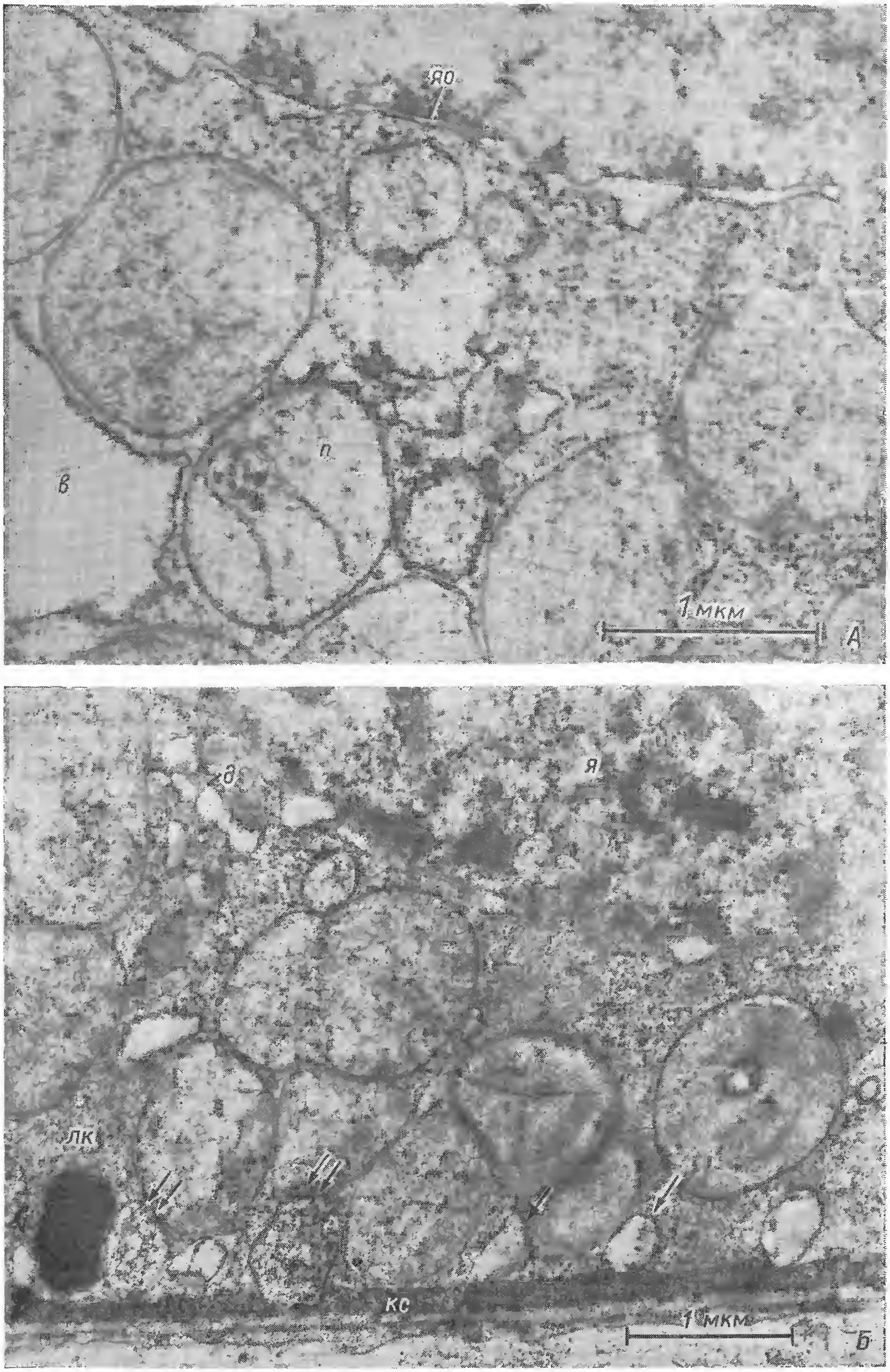
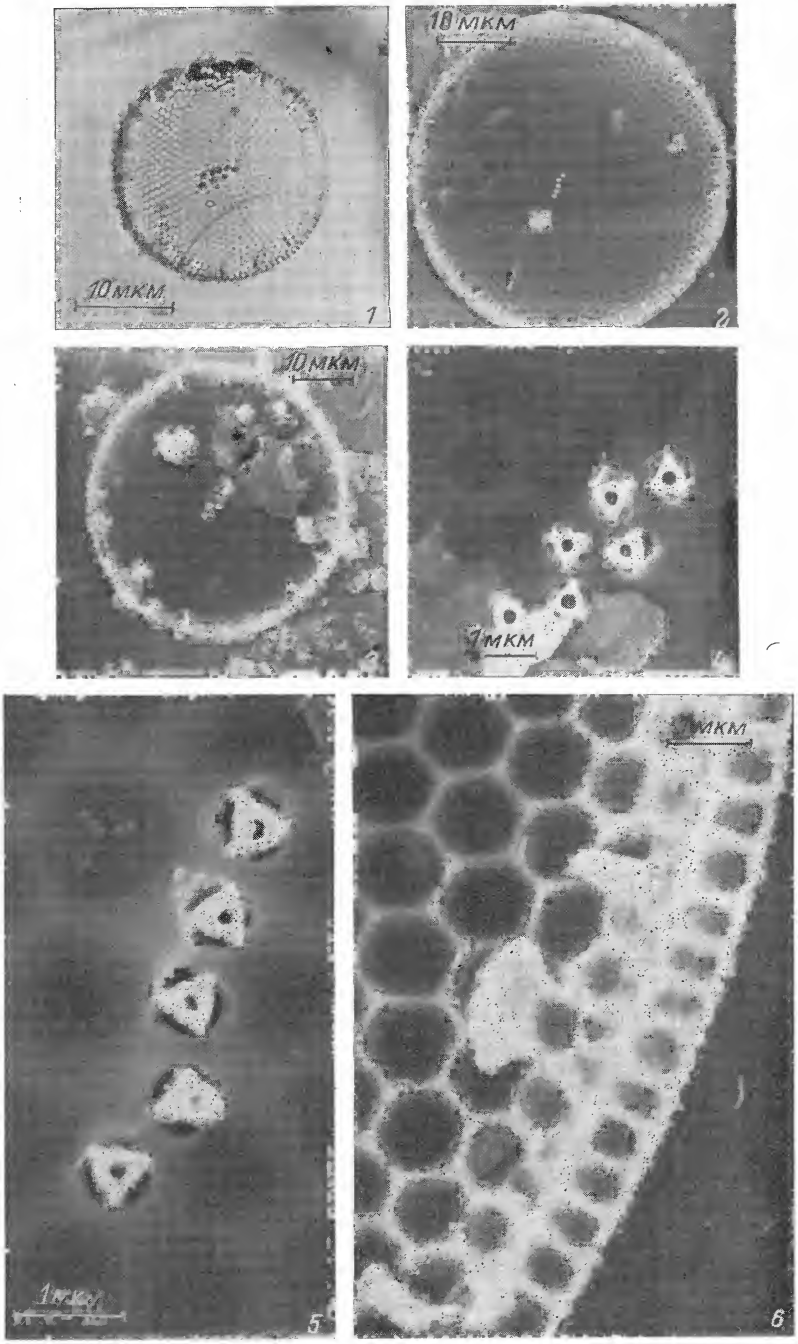


Рис. 3. Фрагменты спорогенных клеток микроспорангия гинкго после завершения периода митотических делений в спорогенной ткани.

А — фрагмент с участком ядра, внешняя мембрана оболочки которого местами образует инвагинации внутрь цитоплазмы; *Б* — скопление пузырьков на периферии клетки, *одинарными стрелками* показаны пузырьки с электронпрозрачным содержимым, *двойными стрелками* показаны пузырьки с тонкозернистым веществом внутри. *в* — вакуоль, *д* — диктиосома; остальные обозначения, как на рис. 2.

К ст. И. В. Макаровой с. 278



Thalassiosira confusa Makar.

1—3 — различные створки; *4, 5* — центральные выросты с опорами; *6* — двугубый вырост и два краевых выроста с опорами. *1* — СМ; *2—6* — СЭМ.

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1981, т. 66, 2, 153—312